Das Polyderm

Eine vergleichende Untersuchung über die physiologischen Scheiden

Polyderm, Periderm und Endodermis

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät der Universität Marburg

vorgelegt von

Georg Mylius

aus Freiberg i. S.

MARBURG 1912.

Das Polyderm

Eine vergleichende Untersuchung über die physiologischen Scheiden

Polyderm, Periderm und Endodermis

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät der Universität Marburg

vorgelegt von

Georg Mylius

aus Freiberg i. S.

ACAD. LAND. BAT. BIBL.

MARBURG 1912.

Von der philosophischen Fakultät als Dissertation angenommen
am 18. Mai 1912.

Referent: Herr Geheimrat Prof. Dr. ARTHUR MEYER.

Die Arbeit erscheint, ergänzt durch vier Tafeln, zugleich in der „BIBLIOTHECA BOTANICA“ als Heft 79. (Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Nägele & Dr. Sproesser).

Meinen lieben Eltern!

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554030_0051

Die physiologischen Scheiden sowie die Zellarten, welche diese zusammensetzen, sind im Botanischen Institut der Universität Marburg unter Leitung des Herrn Professor Arthur Meyer einer systematischen Erforschung und Beschreibung unterzogen worden. Die Arbeiten von Kroemer (1903), Rumpf (1904), Müller (1906), Mager (1907), Baesecke (1908), Plaut (1910), welche sich auf die physiologischen Scheiden der Angiospermen, Gymnospermen und Pteridophyten beziehen, haben einen großen Teil derjenigen Fragen gelöst, deren Beantwortung Herr Professor Arthur Meyer für wünschenswert hielt. Es war nur noch ein kleiner Rest von Tatsachen bekannt, welcher sich den bisher aufgestellten Kategorien von anatomischen Erscheinungen nicht einordnen ließ, Tatsachen, welche jetzt durch die Aufstellung des neuen Begriffes des Polyderms geklärt werden konnten. Sie harrten noch der Beschreibung und ich habe daher in den Jahren 1909—12 unter Leitung von Herrn Professor Meyer versucht, auch diese interessanten anatomischen Vorkommnisse in das richtige Licht zu setzen.

Da es sich bei dem Studium der Polyderme herausstellte, daß eine volle Klärung der Verhältnisse ohne eingehende Rücksichtnahme auf das über das Periderm und die Endodermis Bekannte nicht zu erreichen war, habe ich das Wichtigste davon in möglichst übersichtlicher Weise zusammengestellt. Das Kapitel über die Periderme mußte, da die neuere Literatur über diese physiologische Scheide bisher nicht kritisch zusammengefaßt war, besonders eingehend behandelt werden, während ich mich über die Endodermis kurz fassen konnte, da diese in den angeführten Arbeiten aus dem Botanischen Institut zu Marburg genügend kritische Bearbeitung gefunden hat. Zugleich habe ich von mir gefundene neue Tatsachen, die teilweise auch für das Verständnis des Polyderms wichtig sind, dem Kapitel über Periderm und vornehmlich dem über die Endodermis eingefügt.

I. Teil.

Periderm.

A) Achsen-Wurzel- und Blattperiderm.

Begriffsbestimmung.

Der uns heute geläufige Begriff „Periderm“ wurde von de Bary (1877, pag. 560) nach eigenen und älteren Beobachtungen, entsprechend einem schon früher gemachten Vorschlag von Vesque (1875, pag. 187 Anm.), endgültig festgelegt. De Bary hält es für zweckmäßig, das Korkmeristem mit allen seinen Produkten unter einen Sammelnamen zu vereinigen, und er wählt dafür den alten v. Mohl'schen Namen „Periderm“ mit Abänderung seiner früheren Bedeutung, die sich nur auf Phellogen und Kork bezog. Unter den Begriff „Periderm“ fällt also nach de Bary die Gesamtheit des v. Mohl'schen Periderms und des Sanio'schen Phelloderms (Sanio 1860, pag. 95 Anm.). Das Periderm besteht demnach aus dem Phellogen, dem von diesem nach außen abgegliederten Kork und dem nach

innen entwickelten Phelloderm. Der Kork besteht aus totem Gewebe, abgesehen von seinen innersten, jüngsten Schichten (vergl. Wiesners Saftperiderm) und kann nach v. Höhnel (1877, pag. 600) unverkorkte Gewebelamellen, sogen. Phelloid enthalten. Im kompliziertesten Falle kann also die Zusammensetzung des Periderms folgende sein: Kork (Phelloid einschließend), Phellogen, Phelloderm.

Morphologie des Periderms.

Der Kork. Mit den anderen Geweben des Periderms hat der Kork nur die mehr oder minder genau durchgeführte radiale und tangentiale Reihung der Zellen gemein. Seine Mächtigkeit wechselt nach de Bary (1877, pag. 116) zwischen zwei bis zwanzig Schichten. Doch kommen auch mehrere Zentimeter dicke Korkmassen vor (Testudinaria elephantipes, Quercus suber usw.).

Der äußeren Beschaffenheit nach kann man nach de Bary (1877, pag. 565) Korkkrusten und Korkhäute unterscheiden, die Übergänge zueinander zeigen. Erstere zeichnen sich durch flügelartige Vorsprünge und tiefe Furchen aus, die darauf zurückzuführen sind, daß die Korkproduktion von Anfang an in abwechselnden Längsstreifen ungleich ausgiebig war (Quercus suber, Aristolochia cymbifera, Ulmus suberosa). Die Korkhäute sind glatte und unzerrissene Gewebe, oder nur die äußersten Gewebeschichten sind durch Überspannung infolge des Dickenwachstums gesprengt (Fagus silvatica, Carpinus.). Intercellularen kommen nicht vor. Der Kork besteht entweder aus gleichartigen Zellen, oder es wechseln konzentrische Zonen ungleicher Beschaffenheit miteinander ab. Diese können nach Gerber (1883, pag. 7) durch die Zeit der Entstehung der betreffenden Region veranlaßt sein, wonach man drei verschiedene Typen von Korken unterscheiden kann:

1. Korke, welche einen jährlichen Zuwachs erhalten, dessen jüngste Elemente verschieden sind von den ältesten, bei denen also dauernd eine Unterscheidung von Jahresringen möglich ist.

2. Solche Korke, deren Phellogen differente Zellen zu Anfang und zu Ende nur der ersten Korkbildungsperiode, vom zweiten Jahr ab stets gleichartige, und zwar solche bildet, die dann völlig mit den Spätkorkzellen im Bau übereinstimmen.

3. Korke, die jährlich einen Zuwachs erhalten, der stets aus gleichartigen Elementen besteht.

Eine weitere Differenzierung des Korkes kann dadurch entstehen, daß nicht alle Zellen desselben verkorkt sind, wie dies im allgemeinen der Fall ist, sondern ganze Zellagen unverkorkt bleiben. Dieses unverkorkte Gewebe wird nach v. Höhnel (1877, pag. 600) „Phelloid“ genannt. (Siehe weiter unten.)

Der Kork, nie jedoch das Phelloid, kann verkieseln, und zwar tritt dies nach v. Höhnel (1877, pag. 584) an denselben Arten auf, die auch in der Epidermis Kieselsäure aufweisen.

Der Kork der Blattperiderme (Korkwucherungen, z. B. bei Aeschynanthus splendens pag. 193, Camellia axillaris pag. 194) zeigt nach Bachmann (1880, pag. 233) unwesentliche Abweichungen vom Achsen- und Wurzelkork. Während dieser mit der Oberfläche des Pflanzenteiles, an dem er entsteht, parallel läuft, ist das nur in begrenzten Partien entstehende Korkgewebe der Blätter entweder kesselförmig in die Blattlamina eingesenkt, wobei die Zellreihen senkrecht zur Tangente der Kesselfläche, also zentral verlaufen, oder das Korkgewebe erhebt sich als Hügel ein wenig über die Blattoberfläche hinaus, wobei die Zellreihen auf dieser senkrecht stehen, also parallel und sehr regelmäßig verlaufen. Die von Poulsen (1875) untersuchten Korkwucherungen auf den Blattstielen und der Unterseite der Blattnerven (Ficus stipulata) entsprechen in ihrem Bau im wesentlichen den Blattperidermen (Bachmann 1880, pag. 192).

In der Fruchtschale von einigen Solaneen kommt ein Gewebe vor, das von Molisch (1889, pag. 364) „collenchymatischer Kork“ genannt worden ist, ohne daß es irgend etwas mit Kork zu tun hat. Es handelt sich um Collenchym, das in seine Zellwände reichlich einen suberinartigen Stoff eingelagert hat. Auch physiologisch steht dieses Gewebe dem Kork fern, da es bei einer Mächtigkeit von bis zu sieben Schichten dauernd lebendig bleibt.

Das Phelloid. Unter Phelloid versteht man nach v. Höhnel (1877, pag. 600), wie schon bemerkt, unverkorkte Zellagen wechselnder Mächtigkeit, die im verkorkten Gewebe eingebettet sind und in mehr oder minder regelmäßigem Wechsel mit dem verkorkten Gewebe auftreten.

Das Phelloid entsteht gleich dem verkorkten Gewebe oder eigentlichen Kork aus dem Phellogen und zwar entspricht es denselben Initialzellen, so daß die Radialreihen der Zellen, die auch in diesem Gewebe enthalten sind, im Korkgewebe fortlaufen. Das Phelloid weist im Gegensatz zum eigentlichen Kork Interzellularen auf und besitzt parenchymartigen Charakter. Es ist jedoch, gleich dem umschließenden, verkorkten Gewebe tot, sofern es nicht noch im Jugendzustande verharrt, also noch wächst. Das Phelloid ist meist braun gefärbt. Es kann nach v. Höhnel (1877, pag. 601) in zwei verschiedenen Formen auftreten, die verschiedene physiologische Bedeutung haben: Als Massen- oder Ersatzphelloid und als Trennungsphelloid, die beide Übergänge zueinander zeigen. Die Massen- oder Ersatzphelloide ersetzen durch ihre massige Entwicklung den eigentlichen Kork, während die Trennungsphelloide die Abspaltung der Borkenstücke von der Rinde erleichtern. Derartiger Phelloide gibt es zweierlei Art: „Entweder sind die Korkzellen dickwandig und fest und die dazwischenliegenden Phelloidzellen dünnwandig und zum Zerreißen in bestimmter Richtung geeignet, oder die Sache verhält sich umgekehrt. Im ersten Falle hat man ein passives, im zweiten ein aktives Trennungsphelloid“ (v. Höhnel 1877, pag. 601). Im Massenphelloid wechseln nach v. Höhnel (1877, pag. 618) zahlreiche Schichten von Phelloid mit vier bis zehn Lagen Kork ab. Die Phelloidbildung geht hier zuerst im Jahre vor sich, und dann erst die Korkbildung. Im Phellem mit aktivem Trennungsphelloid treten Phelloid und verkorkte Zellen in etwa gleicher Anzahl auf. Das Phelloid ist hier stets verholzt und sehr kräftig und starkwandig gebaut (v. Höhnel 1877, pag. 613).

Das Phellogen. Das Phellogen ist ein sekundäres Meristem, das nach de Bary (1877, pag. 115) in seiner Morphologie normalen Meristemen gleicht. Es differenziert sich aus einer ausgebildeten Parenchymzellschicht, die der Oberfläche des Teiles, in dem es entsteht, gewöhnlich parallel läuft und Initialschicht genannt wird. Das Phellogen kann mehrschichtig sein und besteht dann aus tangentialen und radialen Zellreihen, von denen letztere jedesmal einer Initialzelle des Meristems entsprechen. Doch besteht das Phellogen häufig nur aus einer einzigen Zellschicht.

Schoute (1902, pag. 20) teilt die sekundären Meristeme im allgemeinen in Etagenkambien und Initialkambien. Letztere sind solche Kambien, die aus durchweg radial angeordneten Zellen bestehen, bei denen also alle Zellen einer Radialreihe aus einer Initialzelle hervorgegangen sind. Etagenkambien dagegen sind solche Kambien, bei denen keine kontinuierliche radiale Anordnung der Elemente besteht und bei denen sich mehrere radial hintereinander liegende Zellen sukzessive am Aufbau des Gewebes beteiligt hatten.

Dieselben Verhältnisse treffen nach Schoute (1902, pag. 44, 45) zu für das Phellogen. Auch hier kann man zwischen Etagen- und Initialkambium unterscheiden. Ersteres kommt in der Weise zustande, daß nach einer gewissen Zeit die Phellogenzellen sich zu teilen aufhören und selbst verkorken, worauf eine nächstinnere Parenchymzelle oder Phellodermzelle in Teilung übergeht und die Tätigkeit des Phellogens übernimmt (Philadelphus coronarius).

Bei den Monocotylen (Cordyline rubra; Schoute 1902, pag. 47) kommt fast nur das Etagenkambium vor. Die Phellogene der Koniferen und Dicotylen dagegen sind Initialkambien. Nur bei verhältnismäßig wenigen Korken der Dicotylen ist ein Etagenkambium zu finden (z. B. beim Lentizellenkork von Sambucus nigra, an den Basen der Blattschuppen der Rhizome von Valeriana officinalis, in den fleischigen Wurzeln von Scorzonera hispanica; Schoute 1902, pag. 46).

Das Phellogen des Blattperiderms kann sowohl Initial- als Etagenkambium sein und zwar kann, wie Bachmann (1880, pag. 233) feststellte, beides zu gleicher Zeit auf ein und demselben Blatt statthaben.

Im Periderm von Escallonia rubra habe ich ein auffälliges Etagenkambium gefunden. Hier liegt in der Achse ein vielfach unterbrochener Sklerenchymring in einer Entfernung von einer Zellbreite unter der Zylinderendodermis. Aus dieser einschichtigen Zellage zwischen Zylinderendodermis und Sklerenchymring entsteht das Phellogen. Nachdem die Phellogenzelle durch zentripetale Teilung ein bis zwei Korkzellen abgegliedert hat, verkorkt sie selbst und an den Stellen, an denen der Sklerenchymring unterbrochen ist, nimmt die nächstinnere Zelle die Teilung wieder auf und wird zur Phellogenzelle. An den Stellen,

an denen die Teile des Sklerenchymringes liegen, kann die Peridermbildung nicht auf die nächsttiefere Schicht übergehen, da sklerenchymatische Zellen nicht teilungsfähig sind. Die Peridermbildung schreitet also etagenförmig in den Zwischenräumen nach innen fort, bis diese ganz aus Korkzellen bestehen. Die nächste Etage, die also aus dem Bereich des Sklerenchymringes nach innen hervortritt, teilt ihren phellogenen Charakter in tangentialer Richtung den Zellen mit, so daß die Zellschicht unter den Teilen des Sklerenchymringes ebenfalls zum Phellogen wird. Nun geht die etagenförmige Korkbildung wieder auf dem ganzen Umkreise vor sich.

Auf diese Weise werden die Teile des Sklerenchymringes gänzlich von Korkzellen eingehüllt und liegen als nicht phellogene Zellen mitten im Korkgewebe. Der Kork ist infolge seiner Entstehung sehr unregelmäßig. Durchgehende Radialreihen sind nicht vorhanden, sondern es liegen immer höchstens drei Zellen radial hintereinander, von denen die innerste, die zur Korkzelle umgewandelte Phellogenzelle, wesentlich kleiner ist, als die beiden äußeren. Der Kork ist also bei dieser Pflanze aus zweierlei Zellen von verschiedenen Dimensionen zusammengesetzt.

Das Phelloderm. Das Phelloderm liegt innerhalb des Phellogens und bildet somit das innerste Gewebe des Periderms. Die Zellen sind wie im Kork und Phellogen ihrer Genese entsprechend in radiale Reihen geordnet und lassen meist Interzellularen zwischen sich. Die Anzahl der gebildeten Phellodermzellen ist nach Sanio (1860, pag. 60) viel geringer als die der Korkzellen.

In der Nachbarschaft der Lentizellen ist nach Kuhla (1897, pag. 166, Cydonia vulgaris) das Phelloderm mitunter mächtiger entwickelt. An Stellen, an denen Druck auf das Phelloderm z. B. dadurch hervorgerufen wurde, daß zwei Zweige fest aneinander liegen, ist das Phelloderm besonders mächtig. Während bei Quercus pedunculata z. B. (Kuhla 1897, pag. 163) im gegebenen Falle nur drei Phellodermzellreihen vorhanden waren, wächst die Schicht unter Druck bis zu zwanzig Zellreihen an (vgl. Salix, pag. 117, Ulmus campestris, pag. 164).

Von den sechzig Arten, die Kuhla untersuchte, hatten nur drei keine Phelloderme. Es wird also in den weitaus meisten Fällen der Peridermbildung angelegt. In bezug auf das Auftreten des Phelloderms bieten Wurzel und Achse keinen Unterschied. Die Mächtigkeit desselben ist an ein und derselben Achse sehr wechselnd und sie scheint unabhängig von der Mächtigkeit der Korkbildung zu sein. Starke Korkbildung braucht also nicht von starker Phellodermbildung begleitet zu sein (Quercus suber, Kuhla 1897, pag. 163, Ulmus suberosa, pag. 164; ferner pag. 87). Nach Weiß (1890, pag. 41) ist die Mächtigkeit des Phelloderms nicht konstant für die Art, sondern sie geht Hand in Hand mit der mächtigeren oder geringeren Entwickelung der übrigen Gewebeelemente des betreffenden Pflanzenteils.

Die Periderme der Borke weisen nach Kuhla (1897, pag. 87) in der Regel geringere Phellodermentwickelung auf als das Erstlingsperiderm, während bei langer Erhaltung des letzteren das Phelloderm zu bedeutender Mächtigkeit heranwachsen kann. (Cytisus laburnum, pag. 170, Fagus silvatica, pag. 121.)

Anatomie der Peridermzellen.

Die Korkzelle. Der Gestaltungstypus der Korkzelle ist nach v. Höhnel (1877) ein fünf- bis sechsseitiges gerades Prisma, dessen Achse auf der Stammoberfläche senkrecht steht. De Bary bezeichnet (1877, pag. 116) die Korkzelle als Parallelepipedon mit meist fünf- bis sechsseitiger, in der Richtung der von ihr bedeckten Oberfläche stehenden Grundfläche. Diese Abplattung kann in extremen Fällen (Fagus, Betula, Tilia usw.) bis zur völligen Flachheit der Zellen gehen. Doch kommt auch vor, daß der Radialdurchmesser den tangentialen übertrifft (Quercus suber, Acer campestre).

V. Höhnel (1877, pag. 568) stellt fest, daß die Korkzellwand aus fünf differenten Schichten besteht, einer mittleren und zwei sich zu beiden Seiten an diese anschließenden. Die mittlere ist die Primärmembran, die den aneinanderschließenden Zellen gemeinsam ist. Auf sie zu beiden Seiten aufgelagert folgt je eine Suberinlamelle und dieser wieder die Gesamtheit der Kohlehydratlamellen. Suberin- und Kohlehydratlamellen werden nach A. Meyer (1907, pag. 37) Folgelamellen genannt, da sie der Wand der jungen, noch

nicht differenzierten Zelle in der Entwickelung nachfolgen. Sie werden nach Beendigung des hauptsächlichsten Größenwachstums der Zelle durch Apposition aufgelagert.

Die Radialwände der Korkzelle sind mitunter, doch selten (Pirus malus; van Wisselingh 1888, pag. 41, Fig. 18) stark wellig gebogen.

Die Primärmembran besteht nach v. Höhnel (1877, pag. 563) aus stark verholzter Zellulose. Ich habe bei meinen Untersuchungen meist auf diese Tatsache mein Augenmerk gerichtet und sie durchweg bestätigt gefunden. Die Primärmembran der Radialwände zeichnet sich in bezug auf den Grad der Verholzung besonders aus. Die ganze Primärmembran zeigt nach v. Höhnel (1877, pag. 563) zierliche Tüpfel von ovaler Gestalt, die nach Haberlandt (1909, pag. 123) nur für die jungen, noch nicht mit einer Suberinlamelle versehenen Zellen Bedeutung haben, was jedoch nicht ohne weiteres als richtig anzunehmen ist, da ja später auch noch die Tertiärlamellen Tüpfel anlegen, und zwar über denen der Primärmembran. Fast immer ist die Primärmembran an den Seitenwandungen etwas dünner als außen und innen (v. Höhnel, l. c.). Sie birgt nach A. Meyer (1907, pag. 36, Fig. 23,II) wie bei allen anderen Zellen im Inneren die außerordentlich feine Mittellamelle. Diese stellt nur einen Teil der Primärmembran dar und ist keine distinkte Schicht, sondern man bezeichnet nach A. Meyer (l. c.) damit den ältesten, zuerst angelegten Teil der Primärmembran, der durch das Wachstum der späteren Auflagerungen der Zellwand sich gedehnt hat und daher am wenigsten dicht ist.

Die Suberinlamelle ist zumeist gleichmäßig dick. Weist sie eine einseitige Verdickung auf, so liegt diese nach v. Höhnel (1877, pag. 590) in der Regel außen. Gewöhnlich ist eine solche außenseitige Verdickung mit einer innenseitigen der Kohlehydratlamellen verbunden. Tüpfel sind in der Suberinlamelle niemals vorhanden und auch Plasmaverbindungen sind darin nicht festgestellt worden. Die Suberinlamelle zieht sich kontinuierlich rings um die Zelle herum.

Die Suberinlamelle ist nach Beobachtungen von Sanio nicht ein Teil der Primärmembran, sondern ein sekundäres Gebilde. Sie geht also nicht aus ihr hervor, sondern wird ihr nachträglich aufgelagert. Sanio erkennt dies daran, daß in sekundär bleibenden Korkzellen, in denen also keine Kohlehydratlamellen ausgebildet werden, sich die Suberinlamelle mitunter nach dem Tode der Zelle faltig von der Primärmembran abhebt (Ulmus effusa 1877, pag. 81 und Fig. 34, Sorbus aucuparia, pag. 61).

Die Suberinlamelle besteht nach van Wisselingh (1888, pag. 8) und Gilson (1890, pag. 105) lediglich aus Suberin, und es kommt keine Zellulose darin vor, im Gegensatz zu der älteren Anschauung v. Höhnels, der eine Zellulosegrundmasse annahm, was hingegen nur für kutinisierte Lamellen zutrifft, die im Kork an Stelle der Suberinlamelle nie vorkommen. Krömer (1903, pag. 7) konnte daher den Begriff des Suberins folgendermaßen definieren: Suberine sind Korkstoffe, „welche in Kork- und Endodermzellen Lamellen ohne nachweisbare Zellulosegrundlage bilden".

Die Suberinlamelle soll jedoch nach van Wisselingh (1888, pag. 30 ff.) keine einheitliche Struktur besitzen, sondern aus verschiedenen Körpern bestehen: aus Dermatosomen, die aus Suberin gebildet sind und aus einem Bindemittel, das sie zusammenhält. Van Wisselingh kommt zu diesem Schluß auf folgende Weise: Läßt man auf eine Suberinlamelle des Korkes längere Zeit bei gewöhnlicher Temperatur Kalilauge, Chlorwasser, Acidum nitricum oder Acidum chromicum einwirken, so kann man durch einen leichten Druck auf das Deckglas die ganze Lamelle in feine runde Körperchen zerfallen sehen. Diese Teilchen hält van Wisselingh für analog den Wiesner'schen Dermatosomen anderer Gewebelamellen (vgl. Wiesner 1886, pag. 45, 46), nur daß die Dermatosomen der Suberinlamelle aus Suberin bestehen sollen. Weiter erwähnt van Wisselingh (1888, pag. 34), daß die Zerstörung der Bindesubstanz der Dermatosomen in tangentialer Richtung leichter als in radialer stattfindet, was daraus zu erkennen sei, daß die Suberinlamelle bei Einwirkung der erwähnten Agentien in feine Fibrillen zerfalle. Er schließt daraus auf eine in tangentialer Richtung reihenförmige Anordnung der Dermatosomen. Es scheint mir nicht ratsam, diese Schlüsse rückhaltlos anzunehmen, da die angegebenen Erscheinungen durch so stark wirkende Agentien verursacht wurden, daß durchgreifende Zersetzungen und Umwandlungen des Suberins stattfinden mußten. Damit ist natürlich auch eine Veränderung der Konsistenz und der physikalischen Struktur des Suberins verbunden, und die genannten Erscheinungen vermögen möglicherweise auch an von vorn-

herein ganz homogenen, strukturlosen Suberinlamellen einzutreten. Man kann die „Dermatosomen der Suberinlamellen" so z. B. als winzige Tröpfchen des neu entstandenen Körpers, Einwirkung von Kalilauge angenommen, als Seifentröpfchen ansehen. Über optische Aktivität der Dermatosomen erwähnt van Wisselingh nichts, und auch sonst habe ich keine Angabe der optischen Differenzierung der Suberinlamelle finden können, so daß man wohl Indifferenz annehmen kann, woraus wiederum Homogenität der Lamelle wahrscheinlich gemacht wird.

Über die chemische Natur des Suberins ist viel geschrieben worden. Die Literatur findet sich bei Krömer (1903, pag. 4, 5) zusammengestellt bis auf die Arbeit von v. Schmidt (1910).[1]) Nach diesem Autor ist das Suberin „ein unlösliches Gemenge von Anhydriten und Polymerisationsprodukten fester und flüssiger Fettsäuren mit Resten von Glyzerinestern derselben Säuren". Der junge Kork enthält höchstwahrscheinlich nur Glyceride, die gleich den trocknenden Ölen unter Spaltung und Glycerinverlust allmählich in die erstgenannten Verbindungen übergehen (pag. 355).

V. Schmidt kam zu diesen Resultaten dadurch, daß es ihm gelang, aus den rohen Fettsäuren, die er aus den Verseifungsprodukten des Suberins durch Aussalzen mit Säure gewann, durch Polymerisation und Anhydritbildung bei 140° im Kohlensäurestrom Suberin mit allen seinen typischen Eigenschaften zu regenerieren. Das Produkt erwies sich als eine elastische, durchsichtige, braungefärbte Masse, ohne Spur von kristallinischem Gefüge. Sie gab an indifferente Lösungsmittel nichts ab und ließ sich durch Ätzalkalien verseifen. Die Masse war für Gase impermeabel, unschmelzbar und bildete mit Holzmehl vermischt ein echtem Kork in allen Stücken sehr ähnliches Produkt, dem nur die anatomische Struktur fehlte (pag. 351). — Da sich aus dem Kork auch Glyceride extrahieren lassen, so nahm v. Schmidt an, daß diese den Ausgangspunkt für die Suberinbildung darstellen, und in der Tat vermochte er auch aus diesen durch Erhitzen auf 180° den suberinähnlichen Stoff zu bilden, da diese Glyceride dieselben Fettsäuren enthielten.

Die Zeitdauer, in der die chemische Umsetzung der Glyceride zu Suberin stattfindet, nimmt zu mit abnehmender Temperatur, so daß v. Schmidt annahm, daß bei normaler Temperatur eine sehr lange Zeitdauer dazu erforderlich sein müsse (pag. 352). Doch findet die Suberinbildung bereits innerhalb der noch lebenden Korkzelle statt, und zwar habe ich vom Auftreten derselben an zwischen dem Suberin der lebenden Zelle und dem der fertigen, toten Korkzelle mikrochemisch keinerlei Unterschied feststellen können. So muß also die chemische Veränderung der Glyceride wohl unter dem Einfluß des lebenden Zytoplasmas ziemlich schnell bis zu einem gewissen Grade fortschreiten, so daß eine fertige Suberinlamelle sofort in Erscheinung tritt. Jedoch muß die Umwandlung nach dem Tode der Zelle wohl noch weiter schreiten, da die Suberinlamelle der lebenden Zelle benetzt ist und den flüssigen Diffusionsstrom wie auch Gasdiffusion anscheinend nicht beeinträchtigt, während die Suberinlamelle der toten Zelle unbenetzbar und für Gase ganz impermeabel ist. So wird man also zwischen der Suberinlamelle der lebenden und der der toten Korkzelle einen substantiellen Unterschied annehmen müssen.

Von den im Suberin vorkommenden Fettsäuren ist näher bekannt die Phellonsäure. Ferner ist darin in großer Menge enthalten die Suberinsäure und nach v. Schmidt (1910, pag. 355) mindestens noch zwei weitere noch nicht genauer untersuchte Säuren. Die Phellonsäure ist im Suberin als Anhydrit vorhanden. Dies ist in reinem Zustande kristallinisch, schmelzbar und in indifferenten Lösungsmitteln löslich (pag. 349). Die Suberinsäure ist im Suberin als Polymerisationsprodukt enthalten, das eine elastische, in indifferenten Lösungsmitteln unlösliche, unschmelzbare, verseifbare Masse darstellt (pag. 352). In diese Masse, die also dem Suberin analoge Eigenschaften aufweist, ist das Anhydrit der Phellonsäure so eingebettet, daß es von Lösungsmitteln nicht mehr erreicht werden kann, wie Stearinsäure und Palmitinsäure im getrockneten Leinöl, aus dem dieselben trotz ihrer Löslichkeit ebenfalls nicht mehr extrahiert werden können (pag. 351).

[1]) Vergleiche die, unter dem Titel „Zur Kenntnis der Entstehung der Korksubstanz" geführte Polemik zwischen Zeisel und v. Schmidt; Journal für praktische Chemie, Bd. 84, No. 19, pag. 317; Bd. 84, No. 25, pag. 830; Bd. 85, No. 5, pag. 226. Da sie mir erst nach Abschluß der Arbeit in die Hände fiel, gehe ich nicht näher darauf ein, zumal etwas Positives daraus schwer zu entnehmen ist. Es handelt sich um den Wert oder Unwert der hier wiederzugebenden v. Schmidtschen Arbeit.

Wahrscheinlich ist nach Krömer (1903, pag. 7), daß die als Suberin bezeichneten Substanzen bei den verschiedenen Pflanzenspezies in ihrer Zusammensetzung variieren, so daß verschiedene Spezies verschiedene Stoffgemische ähnlicher, aber nicht gleicher Natur besitzen werden.

Sind die Korkzellen verkieselt, so ist nach v. Höhnel (1877, pag. 584) immer die Suberinlamelle die Trägerin der Kieselsäure.

Die Kohlehydratlamellen oder Tertiärauflagerungen können nach v. Höhnel (1877, pag. 568) sehr dick sein, fast bis zum Verschwinden des Lumens, oder so dünn, daß man sie kaum nachweisen kann. Bei verschiedenen Koniferen fehlen sie sogar ganz. Auch Sanio führt einige Beispiele an, bei denen die Korkzellen im Sekundärstadium verharren, so bei Abies pectinata (1860, pag. 68) und Acer campestre (pag. 67). Gewöhnlich steht nach v. Höhnel (1877, pag. 568) die Dicke der Primärmembran und der Kohlehydratlamellen im umgekehrten Verhältnis zur Dicke der Suberinlamelle. Je stärker diese, desto dünner jene.

Die Kohlehydratlamellen können ungleich dick aufgelagert sein, und zwar kann die größte Dicke derselben sowohl auf der Innenseite als auf der Außenseite der Zellen liegen. Bei Mespilus germanica sind nach Sanio (1860, pag. 60) nur die Zellen der beiden äußeren Korkschichten innenseitig verdickt, während die tiefer liegenden eine außenseitige Verdickung der Kohlehydratlamellen aufweisen. Der Kork von Croton eluteria besteht nach A. Meyer (1892 II, pag. 117 und Fig. 359) aus Zellen, deren Außenwände mit einer über die Hälfte der Zellhöhe dicken, feingeschichteten, verholzten Verdickungsschicht versehen sind. Eine weitere ungleichmäßige Auflagerung von Kohlehydratlamellen führt Sanio bei Amelanchier vulgaris (1860, pag. 60) an. Hier befindet sich die stärkste Auflagerung in den Ecken der Zellen, so daß das Lumen infolgedessen abgerundet ist.

Die ungleich starke Auflagerung der Kohlehydratlamellen kann im ganzen Kork einheitlich nach einer Seite gerichtet sein oder in Schichten verschiedenen Alters nach verschiedenen Seiten (siehe oben Mespilus germanica; Sanio 1860, pag. 60).

Tüpfel kommen nach v. Höhnel (1877, pag. 590) in den Tertiärlamellen sehr selten vor und dann nur auf der Innenseite, falls diese besonders verdickt ist.

Die Kohlehydratlamellen können verholzt sein. Sie sind nach v. Höhnel (1877, pag. 568) bei manchen Korken nochmals in zwei Schichten differenziert: in eine äußere, sehr schmale und stark verholzte und in eine innere unverholzte oder schwach verholzte Schicht. Nach Möller (1882, pag. 415) sind mitunter einzelne Zellen unvermittelt sklerotisiert, ohne daß eine Ursache für ihr Auftreten ersichtlich ist. Auch Kutinisierung der Kohlehydratlamellen kommt vor. Ich fand sie z. B. bei Coffea arabica (vgl. den Anhang).

Die Kohlehydratlamellen sind, wo sie auftreten, allermeist sowohl in den Korkzellen der Wurzel, als in denen der Achse angelegt. Nur sehr wenige Arten (Quercus suber, Salix, Camellia, Taxus usw.) zeigen sie nach Roß (1890, pag. 66) nur in den Zellen der Achse, während die Zellen der Wurzeln frei davon sind. Hierin liegt übrigens der einzige, durchgreifende Unterschied, den Roß (l. c.) an Peridermen von Wurzel und Achse derselben Art feststellen konnte.

Nach v. Höhnel (1877, pag. 591) ist mehr als die Hälfte aller Korke aus anscheinend leeren Zellen zusammengesetzt, die also als Inhalt Luft führen. Die nicht leeren Korkzellen sind mehr oder minder mit festen Inhaltstoffen erfüllt. Von den größere Mengen von Inhalt führenden Korkzellen zeigen nach v. Höhnel (1877, pag. 591) mehr als drei Viertel nur gelbe bis rotbraune mehr oder minder homogene Massen, die wahrscheinlich komplizierter Natur sind, jedenfalls aber Gerbstoffe und Zersetzungsprodukte dieser enthalten (Phlobaphene). Nur sehr wenige Korke enthalten spezifische Inhaltstoffe. Oxalsaurer Kalk ist nach v. Höhnel (1877, pag. 594) eine seltene Erscheinung. Er kommt nach A. Meyer (1892, pag.117) z. B. bei Croton eluteria vor. Haberlandt erwähnt (1909, pag. 124), daß er bei Quercus suber in Drusen, bei Testudinaria elephantipes in Raphiden auftritt. Ferner enthält nach v. Höhnel (1877, pag. 626 ff.) der Kork von Betula Betulin als spezifischen Inhaltstoff. Er zeichnet sich durch seine weiße Farbe und Löslichkeit in Alkohol aus, füllt die Zellen in Körnchenform ganz prall und dicht an und wirkt so dem Zusammenpressen derselben entgegen. Ihm verdankt der Birkenkork seine weiße Farbe. — Der Kork

von Rhamnus frangula ist nach A. Meyer (1892, pag. 128) mit schön roten Inhaltsstoffen angefüllt. — Nach Chevreul (pag. 141) enthält der Eichenkork ein wohlriechendes Öl, und v. Höhnel (1877, pag. 592) führt weiter an, daß er Cerin in nadelförmigen Kristallen enthält. — A. Meyer und E. Schmidt (1910, pag. 394) machen die eigenartige Beobachtung, daß die Knollen von Solanum tuberosum, die als Unterlage für ein Pfropfreis von Nicotiana tabacum gedient hatte, in ihren Korkschichten stark Nikotin gespeichert hatten. So enthielt die Kartoffelschale an Alkaloid 0,005 Prozent des Frischgewichtes, das Kartoffelinnere nur 0,0005 Prozent, also den zehnten Teil. Im allgemeinen scheint jedoch die Kenntnis spezifischer Inhaltsstoffe der Korkzellen bis jetzt noch gering zu sein.

Flückiger (1891, pag. 622) gibt an, daß Vanillin im Kork vorkomme. Nach Büttner (1898, pag. 685) tritt Vanillingeruch auf, wenn man Korkpulver mit Ätzalkalilauge extrahiert und darauf Schwefelsäure zusetzt. Auch bei Behandlung von Korksubstanz mit heißem Wasser, Alkohol oder Äther erhält man nach Vanillin riechende Auszüge. Ähnliches fand Bräutigam (1898, pag. 684). In einer späteren Arbeit stellt er jedoch fest (1898, pag. 722), daß Vanillin im Kork präexistierend nicht vorkommt, vielmehr gerbstoffähnliche Körper als Ausgangspunkt dienen, die sich unter gewissen Umständen in Vanillin und andere Körper spalten können.

Dünnwandige Korke sind nach v. Höhnel (1877, pag. 594) in der Regel leer, während dickwandige fast immer rotbraune Massen enthalten. Ferner zeigt sich (l. c.), daß die Korke um so inhaltsreicher sind, je näher sie ihrer Funktion und Entstehung nach an die Oberfläche der Rinde zu stehen kommen, vorausgesetzt, daß sie nicht massig entwickelt sind, in welchem Falle sie Luft enthalten.

Fast immer findet sich noch der desorganisierte, geschrumpfte Zellkern vor. Er weicht nach Schnee (1907, pag. 31 ff.) in seiner Färbbarkeit durch Safranin-Gentianaviolett auffallend von dem Kern der noch lebenden Zellen ab. Während jener sich intensiv rot färbt, nehmen diese die Violettfärbung normaler Zellkerne an. Der Kern ist nicht selten der einzige sichtbare Rest, der vom Plasma übrig geblieben ist, oder das Plasma hat sich zum Teil unregelmäßig von den Wänden zurückgezogen und liegt als formlose Klumpen in der Zelle (Viburnum lantana, Schnee 1907, pag. 35; Aloe plicatilis, pag. 44). Nach A. Meyer (1907, pag. 115) liegt jedoch allgemein der Zellwand ein Belag von Resten des abgestorbenen Zytoplasmas kontinuierlich an. In sehr alten Zellen ist jedoch mitunter kein Kern mehr nachzuweisen (Hoya carnosa, Schnee 1907, pag. 36).

Möller (1882, pag. 29) macht die auffällige Angabe, daß im Kork von Abies canadensis Harzräume vorkommen, die makroskopisch als zarte, weiße, tangential verlaufende Linien erscheinen. Diese Harz- oder Balsamräume sind nach v. Höhnel (1882, pag. 161) lysigene Hohlräume, die sich bis über acht Zellenschichten erstrecken können. Sie bergen zwar noch die zerrissenen Kohlehydratlamellen in sich, aber nie Primär- und Suberinlamelle. Die Harz- oder Balsammassen müssen sich in dem mit Gerbstoff dicht erfüllten Gewebe an Ort und Stelle gebildet haben, da eine Zuwanderung durch die toten Zellen ja nicht denkbar ist.

Die Phelloidzellen. Die Phelloidzellen sind nach v. Höhnel (1877, pag. 603) mehr radial gestreckt als die tafelförmigen Korkzellen und besitzen daher ein weiteres Lumen als diese. Andererseits kommen sie aber auch gänzlich zusammengedrückt vor. Die Wände bestehen entweder aus reinen Kohlehydraten oder sind verholzt. Suberinlamellen zeigen sich fast nie darin. Die Zellwände weisen stets Tüpfelkanäle auf, im Gegensatz zu den Korkzellen, bei denen sie nur überaus selten sind und dann auch nur auf der Innenseite auftreten. Die Zellen führen hauptsächlich Luft (Passiflora limbata, Ulmus suberosa) und nur selten einmal braunen Inhalt. Mitunter führen sie ein oder mehrere in Chromsäure leicht lösliche Klumpen (Evonymus europaeus). Die Phelloidzellen enthalten im Gegensatz zum Kork niemals Kieselsäure (v. Höhnel 1877, pag. 584).

Die Phellogenzellen. Die histologischen Merkmale der Phellogenzellen weichen in nichts von denen der normalen Meristemzellen ab. Die Phellogenzellen sind von einer allseitig sehr zarten Primärmembran gebildet und lassen keine Interzellularen zwischen sich. Die in der Winterruhe liegenden

Phellogenzellen des Korkes von Salix alba, S. rubra, S. caprea, S. fragilis und wahrscheinlich noch mehr Salicineen weisen eine außenseitige Wandverdickung auf, die nach meinen Untersuchungen kutinisiert ist. Niemals enthalten die Zellen Suberin (vgl. weiter unten).

Die Phellodermzellen. Die Merkmale des Phelloderms sind nach de Bary (1877, pag. 563) dieselben wie die des Rindenparenchyms. (Vergl. auch Sanio 1860, pag. 95.) Kuhla (1897, pag. 86) teilt die Phelloderme ihrem Bau und der Funktion nach in Speichergewebe oder mechanische Gewebe. An mechanisch wirkenden Zellen sind im Phelloderm drei Typen zu finden: der bastfaserige Typus, der nur vereinzelt z. B. bei Prunus avium vorkommt. Er tritt am seltensten auf. Nicht so selten ist die Sklerose der parenchymatischen Phellodermzellen zu beobachten. Charakteristisch für diesen Typ ist Ptelea trifoliata. Bei vielen Phellodermen sklerotisieren nur vereinzelte Zellen, während die Gesamtheit der Zellen parenchymatisch bleibt. Am allgemeinsten verbreitet ist der collenchymatische Typus der Phellodermzellen. Da sie an der Außenseite der sekundären Rinde liegen, bieten sie derselben einen beträchtlichen Schutz und sind dabei doch noch imstande, beliebig zu wachsen.

Nach Sanio (1860, pag. 57 ff.) enthalten die Phellodermzellen häufig Chlorophyllfarbstoff. Wo das eindringende Licht jedoch durch die darüberliegenden Zellschichten gänzlich absorbiert wird, also unter Borke, fehlt nach Kuhla (1897, pag. 86) den Phellodermzellen das Chlorophyll. Sie führen als Inhalt Stärke und evtl. Kristalle.

An Stellen, an denen das Phelloderm, wie oben erwähnt, unter Druck besondere Mächtigkeit erreicht hat, sind die Zellen nach den Beobachtungen von Kuhla (1897, pag. 163) nicht etwa, wie man annehmen sollte, flach und zusammengedrückt, als vielmehr isodiametrisch, oder gar radial gestreckt, so daß gewissermaßen ein Polster entsteht.

Entwickelungsgeschichte des Periderms.

Initialzellschicht. Das Periderm entwickelt sich aus einer ausgebildeten, prädestinierten Zellschicht, der Initialzellschicht, die sich jedoch von den umliegenden Zellschichten durch nichts auszeichnet. Nach Sanio (1860, pag. 57 ff.) geht der Teilung einer Initialzelle meist eine Radialstreckung voraus. Jedoch kommt es auch vor, daß sie sich direkt ohne vorhergehende Streckung teilt. Durch seitliche Ausdehnung der Initialzellen werden die im Gewebe vorhandenen Interzellularen geschlossen, was nach Bachmann (1880, pag. 233) zumal bei der Anlage von Blattperiderm im Schwammparenchym in großem Umfange geschieht. Das Wachstum der Initialzellen, das der Teilung vorausgeht, ist nach Kuhla (1897, pag. 82—83) gürtelförmig lokalisiert, wodurch eine stark verjüngte Zone in der Zellwand entsteht, die tangential um die Zelle herumläuft und die durch die neu entstandene Tangentialwand begrenzt wird. Der äußere und innere Teil der Initialzelle bleibt jedoch unverändert.

Phellogen. Das eine Stück der durch eine Wand geteilten Initialzelle wird zur Phellogenzelle, indem es die weiteren Teilungen übernimmt. Auch die Phellogenzellen weisen das oben erwähnte gürtelförmige Wachstum auf, das nach Kuhla (l. c.) allein zur Bildung der charakteristischen Radiallinien der Zellen im Periderm führt. Das Phellogen ist meist eine einzelne Zellreihe, doch können auch mehrere bei der Teilung mit tätig sein. Es kann entweder, wie Sanio (1860, pag. 562) angibt, jahrzehntelang am Leben und teilungsfähig bleiben (Initialkambium) oder es setzt nach Schoute (1902, pag. 44, 45) nach einer gewissen Zeit mit der Teilung aus und verkorkt, während die nächstinnere Zellreihe als Initialschicht ein neues Phellogen bildet, das die Tätigkeit des vorigen übernimmt (Etagenkambium). Beginnt die Peridermbildung frühzeitig, d. h. kurz vor oder nach Beendigung des Längenwachstums des Internodiums, so wird das Phellogen gleichzeitig oder doch ohne merklichen Zeitintervall rings um das Internodium herum angelegt (Pinus, Platanus, Betula). Ein Phellogen, das erst in der zweiten oder einer späteren Vegetationsperiode auftritt, breitet sich von umschriebenen Stellen und um so langsamer aus, je später es angelegt wird, und es dauert mehrere Jahre, bis das Periderm rings geschlossen ist (Taxus, Rosa, Buxus). Ein und dasselbe Phellogen vermag Kork- und Phelloidzellen, sowie Phellodermzellen zu erzeugen.

Teilungsfolgen. Die Reihenfolge, in der die Teilwände im Phellogen auftreten, unterliegen nach Sanio (1860, pag. 44) zwei allgemeinen, durchgreifenden Hauptgesetzen. „Es bilden sich nämlich anfangs die aufeinander folgenden Scheidewände entweder in der Richtung von innen nach außen in der Weise, daß von den durch je eine Scheidewand entstandenen Tochterzellen sich stets die äußere weiterteilt, oder sie entstehen in der Richtung von außen nach innen." Jene Weise nennt Sanio (l. c.) die zentrifugale, diese die zentripetale Teilungsfolge. Unter diese beiden Haupttypen lassen sich alle Vorkommnisse unterordnen. Sie bilden die Grundlage zu den fünf Korkbildungstypen, die Sanio (1860, pag. 44 ff.) aufstellt und die Weiß (1890, pag. 38) folgendermaßen kurz ausdrückt:

„1. Generatio suberis centripeta. Die Korkmutterzelle teilt sich durch eine Tangentialwand in zwei Tochterzellen; von diesen bildet sich die äußere zu einer Korkzelle um, die innere übernimmt die fernere Teilung in der gleichen Weise, so daß jedesmal die äußere Zelle verkorkt, die innere teilungsfähig bleibt; d. h. die Tangentialwände treten in rein zentripetaler Reihenfolge auf."

Als Beispiel führt Sanio (1860) Mespilus germanica (pag. 60) und Solanum dulcamara (pag. 62) an. Bei beiden dienen die Epidermiszellen als Initialzellen (Peridermmutterzellen). Bei Abies pectinata (pag. 68) und Acer campestre (pag. 67) findet die Peridermbildung in der obersten Rindenzellreihe, also subepidermal statt. Auch die Blattperiderme (Korkwucherungen) zeigen ausschließlich diese Teilungsfolge, wie Bachmann (1880, pag. 233) feststellte.

„2. Generatio suberis centrifuga: Der umgekehrte Fall. Die innere der gebildeten Tochterzellen geht in eine Dauerzelle über, die äußere übernimmt die fernere Teilung; d. h. die Tangentialwände treten in rein zentrifugaler Reihenfolge auf."

Zentrifugale Teilungsfolge kommt nach Sanio bei Lonicera caprifolium (pag. 97) und L. xylosteum (pag. 98) vor. Während bei der zentripetalen Zellenfolge die Verkorkung ebenfalls in zentripetaler Richtung verläuft, ist bei der zentrifugalen Zellenfolge das Gegenteil der Fall. Also auch hier verläuft die Verkorkung von außen nach innen (zentripetal). Die zentrifugale Teilungsfolge kommt fast nur in Verbindung mit anderen Teilungsfolgen vor (vgl. No. 3 und No. 5). Weiß negiert (1890, pag. 41) eine rein zentrifugale Teilungsfolge sogar ganz. Er beobachtet bei Lonicera caprifolium sowie Lonicera perlucens und Symphoricarpus racemosus (pag. 40), daß, wenn das Periderm vier Tangentialwände aufweist, vorerst drei Wände in zentrifugaler Richtung gebildet werden, während die vierte darauf zwischen der zweiten und dritten Wand auftritt.

Wie aus dem Schema ersichtlich ist, ist von den drei äußeren Zellen die äußerste (3) die älteste, die beiden gleichaltrigen innern die jüngeren (4). Tritt nun Verkorkung von außen nach innen ein, so verkorkt zuerst die ältere und darauf die jüngeren Zellen, während nach der oben erwähnten Sanio'schen Auffassung die Verkorkung dem Altersunterschied entgegenläuft. Da Sanio für die zentrifugale Teilungsfolge nur Lonicera caprifolium und L. xylosteum aufführt, glaubt Weiß durch die obige Beobachtung den Beweis erbracht zu haben, daß eine rein zentrifugale Teilungsfolge bis jetzt noch nicht erwiesen ist, dieselbe also einstweilen zu streichen wäre.

„3. Generatio suberis centrifugo-reciproca: In der Korkmutterzelle entstehen drei oder mehr Tangentialwände in zentrifugaler Reihenfolge, später aber treten in zentripetaler Reihenfolge sich bildende Tangentialwände in einer außerhalb der beiden innersten Zellen liegenden Zelle auf."

Diese beiden Zellen werden nach Sanio Phellodermzellen. Die Verkorkung erfolgt auch in den zentrifugal gebildeten Zellen von außen nach innen. Die zentrifugal reziproke Teilungsfolge tritt nach Sanio in Robinia pseudacacia (pag. 92) und Ribes rubrum (pag. 92) auf. Bei Robinia bildet sich das Periderm in der zweiten bis dritten Zellenreihe von außen, während bei Ribes dies tiefer in der primären Rinde stattfindet.

„4. Generatio suberis centripeto-intermedia: In den Korkmutterzellen“ (Initialzellen) „entstehen zwei Tangentialwände in zentripetaler Reihenfolge; von den gebildeten drei Zellen wird die äußere zu einer Korkzelle, die innerste zur „Phellodermzelle“ und die nunmehr in zentripetaler Richtung auftretenden Tangentialwände entstehen in der mittleren Zelle.“

Sanio fand diese Zellenfolge bei Sorbus aucuparia (pag. 61), deren Kork aus der Epidermis entsteht, und bei Fagus silvatica (pag. 69), bei der die obersten Rindenzellen zu Initialzellen werden.

„5. Generatio suberis centrifugo-intermedia: Die ersten zwei Tangentialwände entstehen in der Korkmutterzelle“ (Initialzelle) „in zentrifugaler Reihenfolge; die äußerste der drei gebildeten Zellen wird zur Korkzelle, die innerste zur Korkrindenzelle, und die mittlere übernimmt dann die Teilungen, die nunmehr in zentripetaler Richtung auftreten.“

Dies findet nach Sanio (l. c.) statt bei Staphylea primata (pag. 62) in der Epidermis und bei Quercus suber (pag. 71) in der äußersten Rindenzellreihe.

Nach Weiß (l. c.) kommt hingegen noch ein sechster Fall, eine „Generatio suberis centripeto-reciproca“ vor (pag. 39), „wobei zuerst durch mehrere in zentripetaler Richtung auftretende Tangentialwände nach außen Korkzellen und erst durch die dritte oder eine spätere Wand eine Phellodermzelle gebildet wird“. Leider bringt er dafür keinerlei Belege und diese Behauptung kann daher nicht als bewiesen angesehen werden.

Sanio ist der Ansicht, daß jeder Gattung eine besondere Zellteilungsfolge charakteristisch ist, die im allgemeinen beibehalten wird. Doch führt er selbst eine große Menge von Fällen an, bei denen er zwei oder mehr Teilungsfolgen zu verschiedenen Jahreszeiten oder gleichzeitig an ein und derselben Pflanze konstatieren konnte. So z. B. ist die Teilungsfolge bei Saxifraga (pag. 60) zentripetal-intermediär, manchmal jedoch zentripetal; bei Hakea florida (pag. 68) zentripetal, aber ebenso häufig zentrifugal-intermediär. Bei Viburnum opulus (pag. 88) finden sich gar alle Zellenfolgen vereinigt. Sanio schreibt (1860, pag. 88): „Im Sommer findet man bloß zentripetal-reciproce Zellenfolge, im Frühherbst beobachtete ich zentrifugal-intermediäre Zellenfolge, und im Spätherbst beim Erlöschen aller Neubildungen beobachtete ich die der zentripetalen Zellenfolge eigenen Erscheinungen.“

Weiß verfolgt daher die Verhältnisse weiter und fand, daß auch bei Lonicera caprifolium, die nach Sanio (1860, pag. 97) rein zentripetale Zellenfolge besitzen sollte, sehr verschiedene Teilungsfolgen möglich sind. Er gibt folgende Verhältnisse an (1890, pag. 40):

1. Durch die erste Tangentialwand bereits wurde nach außen eine Korkzelle abgeschnitten, die innere Zelle blieb Phellogenzelle.

2. Durch die erste Tangentialwand wurde nach innen eine Phellodermzelle, nach außen durch die zweite Wand eine Korkzelle abgeschnürt (zentrifugal-intermediär).

3. Durch die erste Wand wird nach außen eine Korkzelle, durch die zweite nach innen eine Phellodermzelle, durch die dritte Wand, die zwischen den beiden ersten auftritt, nach außen eine Korkzelle gebildet, während die innere Zelle Phelloderm bleibt (zentripetal-intermediär).

4. Endlich können drei selbst vier Tangentialwände in zentrifugaler Folge sich bilden, und erst hierauf treten Wände in zentripetaler Reihenfolge auf (zentrifugal-reciproc). „Also haben wir hier in einer einzigen Pflanze in Zweigen verschiedener Dicke gleich vier Sanio'sche Peridermbildungstypen. Oft beobachtet man selbst auf einem einzigen Querschnitt zwei und selbst drei solcher Typen“ (pag. 40).

Da alle diese Typen gleichzeitig auftraten, so hält Weiß (l. c) nicht wie Sanio (1860, Viburnum opulus, pag. 88) die Zeit, wann die Peridermbildung erfolgt, für maßgebend für das Auftreten der verschiedenen Typen, sondern die Dickenverhältnisse des Zweiges (d. h. die größere oder geringere Entwickelung der einzelnen Gewebeformen). Er weist darauf hin, daß die ersten Internodien eines Jahrestriebes nicht so dick werden als die darauf folgenden und mitten im Sommer gebildeten Internodien und daß nach dem Herbst zu die Dicke der Internodien wieder abnimmt. Daher erklären sich die von Sanio bei Viburnum opulus gefundenen Verhältnisse. Weiß (1890, pag. 41) stellt daher den Satz auf, daß die Sanio-schen Typen an ein und derselben Pflanze auftreten können und daß das Auftreten dieser verschiedenen Typen von Verhältnissen abhängt,

die außerhalb der Peridermbildung liegen; und zwar hängt es ab von der massigeren oder geringeren Entwickelung aller übrigen Gewebeformen des betreffenden Pflanzenteiles.

Ferner stellt Weiß (1890, pag. 39) zur Vereinfachung der Anschauung über die Teilungsfolgen folgenden Satz auf: „ Alle Korkzellen entstehen in zentripetaler, alle Phellodermzellen in zentrifugaler Reihenfolge.“ Ersteres trifft insofern zu, als die Verkorkung (also das Absterben) der Zellen in der Tat stets von außen nach innen erfolgt. Das Auftreten jedoch der äußeren Zelle im zentrifugal-intermediären Typ ist zentrifugal. Was den zweiten Teil der Behauptung anbetrifft, so trifft er im allgemeinen wohl auch zu. Im zentripetal-intermediären Typus jedoch liegt der Fall anders. Es bilden sich drei Zellen in zentripetaler Folge; die äußere verkorkt, und aus der mittleren geht die neue, zentripetale Teilung hervor. Die innere Zelle bleibt parenchymatisch und liegt innerhalb des neuen Phellogens. Es liegt aber gar kein Grund vor, sie nicht, wie in analogen Fällen, als Phellodermzelle zu bezeichnen. Weiß nennt sie „Korkmutterzelle“ (pag. 38, No. 4), was jedoch gänzlich unverständlich ist, da er andererseits diese Bezeichnung für Zellen braucht, die als Ausgangspunkt für ein neues Phellogen dienen. Kuhla (1897, pag. 84) macht bereits auf die Notwendigkeit aufmerksam, die aus zentrifugal, resp. zentripetal-intermediären Teilungsfolgen hervorgegangenen innersten Zellen als Phelloderm anzusehen, wenngleich sie nur der innere, unveränderte Teil der ursprünglichen Initialzelle sind. Der oben angeführte Satz kann also durchaus nicht als Vereinfachung der Sanio'schen Typen gelten, wenn man nicht wieder diese Ausnahmen anführt.

Die ersten Teilungen vor dem Umschlag des Teilungsmodus im zentrifugal-reciproken, zentrifugal- und zentripetal-intermediären Typus kann man als vorbereitende Teilung bezeichnen und zwar deshalb, weil sie augenscheinlich den Ausgangspunkt herstellen für die stets daraus sich entwickelnde zentripetale Teilung, die nun ständig beibehalten wird, bis auf die gelegentliche Bildung von Phellodermzellen. Mit diesem Ausdruck „vorbereitend“ soll nur ausgedrückt werden, daß der rein äußerliche Verlauf der Zellteilung auf die schließliche zentripetale Zellteilung hinzielt. Nicht soll dadurch ausgedrückt werden, daß durch sie erst die physiologischen Bedingungen zur Bildung des zweiten Phellogens geliefert wurden. Daß dies nicht der Fall ist, gibt Kuhla (1897, pag. 82) an. Er zog in Erwägung, ob bei der zentripetal-intermediären Zellenfolge die beiden zentripetal angelegten Wände zunächst ausschließlich dazu dienen, eine meristematische, allseitig von dünnen Wänden umschlossene „Korkmutterzelle“ zu bilden. Jedoch ist es nach seiner Meinung deswegen nicht angängig, dies anzunehmen, weil sich die beiden ursprünglichen Teile der Initialzelle später durch nichts von den später gebildeten Peridermzellen unterscheiden. Daher kann man auch nicht zwischen primär aus den Initialzellen direkt erzeugtem Periderm und sekundär aus dem zweiten Phellogen der zentripetalen Teilung hervorgegangenem Periderm unterscheiden (pag. 84).

Da, wie man sieht, die Teilungsfolge des Periderms recht verschiedener und komplizierter Art sein kann und eine endgültige Klärung noch nicht stattgefunden hat, so ist es gewagt, für die offenbar höchst labilen Verhältnisse in kurzen Worten Normen aufstellen zu wollen. Immerhin mag man mit folgenden Sätzen den Tatsachen wenigstens nahe kommen: Man kennt zwei grundsätzlich verschiedene Teilungsfolgen bei der Peridermbildung und zwar die zentripetale und die zentrifugale. Erstere kann dauernd konstant sein und ist wichtig zur Hervorbringung des Korkes; letztere tritt wohl nur intermittierend auf und ist wichtig zur Hervorbringung des Phelloderms. Bei Beginn der Peridermbildung findet oft ein Umschlag einer Teilungsfolge in die andere statt, wobei zwei Phasen zu unterscheiden sind: eine kurze, vorbereitende Teilung und die daraus resultierende, endgültige, stets zentripetale Teilung. Die Formen, in denen dies verlaufen kann, sind in den Sanio'schen Teilungstypen 3 bis 5 ausgedrückt. Auch in der endgültigen, zentripetalen, der Hauptsache nach konstant bleibenden Teilungsfolge kann intermittierend zentrifugale Teilung eintreten. — Der Teilungsmodus ist nicht konstant für die Art, sondern variiert mit den jeweiligen Wachstumsverhältnissen des betreffenden Pflanzenteiles.

Kuhla (1897) macht die auffällige Angabe, daß bei Salix fragilis (pag. 116) und S. alba (pag. 117) die Phellogenzellen außenseitig verkorken, also sich einseitig mit einer Suberinlamelle versehen. Ein derartiger Fall kommt nie vor, sondern die Verhältnisse liegen, wie ich mich überzeugte, hier und bei anderen Weidenarten (Salix rubra, S. caprea) folgendermaßen: Wenn am Ende der Vegetationsperiode die Kork-

bildung stagniert, bilden die Phellogenzellen außenseitig eine Wandverdickung aus Kohlehydratlamellen aus. Diese lagern Kutin ein und geben daher ähnliche Reaktion wie Suberin, nur etwas weniger intensiv, so daß mit Sudan kein rein roter Farbton, sondern eine etwas gelbliche Färbung zustande kommt. Auf diese Weise ist eine morphologisch und daher vermutlich auch biologisch der Epidermis sehr ähnliche Zellschicht geschaffen, was noch auffälliger dadurch wird, daß diese Erscheinung vornehmlich im Oberflächenperiderm auftritt, resp. da, wo das innerste Periderm der Borke durch Abspringen der äußeren Borkemassen wieder oberflächlich geworden ist. Ein mit Borke oder auch dickeren Korkmassen bedecktes Periderm weist diese Eigenart des Phellogens im allgemeinen nicht auf. Wird die Korkbildung im Frühjahr aus einem einseitig verdickten und kutinisierten Phellogen fortgesetzt, so wird die Suberinlamelle in der nun primären Zelle kontinuierlich ringsum in normaler Weise aufgelagert, so daß die Verdickung also zur Primärmembran zu rechnen ist. Eine derartige Zellschicht liegt dann zwischen allseitig dünnwandigen Korkzellen.

P h e l l o d e r m. Ungeachtet der oben auseinandergesetzten Verhältnisse kann man wohl sagen, daß wenigstens der Hauptsache nach die Phellodermzellen z e n t r i f u g a l entstehen. Immer ist dies der Fall bei dem Periderm, das sich bildet nach dem Umschlag aus der ersten, vorbereitenden Teilungsfolge in die darauffolgende beständige, zentripetale. Dieses macht in mächtigeren Phellodermen die Hauptsache aus, während das Phelloderm, welches aus der vorbereitenden Teilung hervorgeht, nur ein bis zwei Zellschichten beträgt. Bei zentripetaler Teilung kann sich aber normalerweise kein Phelloderm bilden, wenn nicht dadurch die ganze Teilung im Phellogen aufgehoben werden soll, wie in der zentripetal-intermediären Teilungsfolge. Es ist dies nur möglich durch gelegentliches Einschieben einer Wand in zentrifugaler Richtung.

Die Phellodermzellen werden, wie es nach Sanio'schen Beobachtungen scheint, meist nicht in regelmäßiger Folge gleich den Korkzellen gebildet, sondern sie bilden sich entweder nur während der vorbereitenden Teilung, wie bei der zentrifugal-reciprocen Teilungsfolge, bei der die innersten beiden zentrifugal entstandenen Zellen zu Phellodermzellen werden, wie auch die innerste der drei zentripetal entstandenen Zellen bei der zentripetal-intermediären Teilungsfolge und die drei zentrifugal entstandenen Zellen bei der zentrifugal-intermediären Teilungsfolge. Oder sofern das Phellogen nach der vorbereitenden Teilung entsteht oder während der zentripetalen Teilung, so wird es nur ab und zu durch neue Zellreihen verstärkt. Daher ist die Anzahl der gebildeten Zellreihen viel geringer als im Kork. Sanio macht darüber einige Angaben: Bei Cotoneaster claxiflora (pag. 60) war nach zwei Jahren erst e i n e Phellodermzellreihe gebildet worden, bei Amelanchier vulgaris (pag. 60) gar nach sechs Jahren erst eine. Bei beiden war die zentripetal-intermediäre Teilungsfolge herrschend, und es handelt sich daher um die eine, in der vorbereitenden Teilung entstandene Phellodermzelle. Nach dem Einsetzen der zentripetalen Teilung war also überhaupt keine Phellodermzelle entstanden. Pirus malus (pag. 61) hatte nach acht Jahren erst e i n e Phellodermzellreihe gebildet, Pirus communis (pag. 60) in zwei Jahren ein bis zwei. Bei diesen war die Teilungsfolge zentripetal, die Phellodermzellen mußten also durch eingeschaltete zentrifugale Teilungen entstanden sein.

Das Phelloderm bleibt, im Gegensatz zum Kork, dauernd am Leben und muß daher dem durch das Dickenwachstum sich vergrößernden Umkreis und dem dadurch entstehenden Tangentialzug durch Wachstum folgen. Nach Kuhla (1897, pag. 86) ist dies meist passives Wachstum, d. h. unter dem Einfluß der Kambiumtätigkeit stattfindendes Tangentialwachstum der Phellodermzellen, wobei die Ausdehnung der Radialwände unverändert bleibt. Wo die Tangentialstreckung nicht genügt, tritt Zellvermehrung in tangentialer Richtung ein durch Radialteilung der Phellodermzellen, wie dies z. B. bei Ulmus effusa (pag. 164) der Fall ist (pag. 39).

K o r k. Die vom Phellogen abgegliederten meristematischen Zellen, aus denen sich die Korkzellen entwickeln sollen, stellen den Primärzustand der Korkzellen dar. Diese Zellen sind noch teilungsfähig und sind weder eigentliche Korkzellen, noch könnte man sie direkt zum Phellogen rechnen. Sie besitzen in ihren Wänden Tüpfel. Zu ihrer weiteren Entwicklung lagern diese primären Zellen auf die

Primärlamelle eine Suberinlamelle auf, womit die Zelle in den Sekundärzustand eintritt und zur jungen Korkzelle wird. Mitunter geht der Einlagerung eine starke Radialstreckung der Zelle voraus, wie ich dies bei Philadelphus coronarius und Ph. latifolius beobachtete. Das Auftreten des Sekundärstadiums erfolgt nach Sanio (pag. 57 ff.) stets in der Richtung von außen nach innen, gleichviel ob die Primärzellen zentrifugal oder zentripetal entstanden sind. Ist das erstere der Fall, so werden die jüngsten Zellen zuerst sekundär, im zweiten Fall ist es umgekehrt. (Dasselbe gilt auch für Tertiär- und Quartärstadium.)

Nach Schnee (1907, pag. 12, 13) geschieht das Auftreten der Suberinlamellen in den Korkzellen simultan auf der ganzen Primärmembran gleichzeitig. Ein sukzessives Wachstum der Suberinlamellen findet ebensowenig statt wie in Endodermzellen (vgl. Krömer 1903, pag. 96). Die Suberinlamelle wird ferner allseitig ausgebildet, d. h. es kommt nie vor, daß sie, wie z. B. in den Endodermen der Wurzeln einiger Farne (Rumpf, 1904, pag. 26), nur an der Außenseite der Zellen gebildet wird. Die Zeitdauer, die bis zur Ausbildung des Sekundärzustandes erforderlich ist, ist wesentlich geringer als der Altersunterschied zweier aufeinanderfolgender Peridermzellen, da meist erst wieder Teilung in den Phellogenzellen eintritt, nachdem die vorher gebildete Zelle mit einer Suberinlamelle versehen ist. Die Auflagerung der Suberinlamelle geschieht nach Sanio (1860, pag. 56) früher als die Zellen ihre definitive Größe erreicht haben.

Das Tertiärstadium der Korkzellen tritt nicht bei allen Korken ein und wird dann überschlagen, so daß die Zelle vom Sekundärstadium direkt zum Quartärstadium übergeht. So fällt das Tertiärstadium nach Sanio (1860) z. B. bei Acer campestre (pag. 67) und Abies pectinata (pag. 68) aus. Es wird bedingt durch Einlagerung von Kohlehydratlamellen in die sekundäre Zelle. Daß die Kohlehydratlamellen in der Tat erst n a c h Anlage der Suberinlamelle auf diese aufgelagert werden, geben Sanio (1860; Syringa vulgaris, pag. 79) sowohl als de Bary (1877, pag. 119) an. Schnee (1907, pag. 47) erkennt, daß bei Syringa persica in den jüngsten Korkzellen oft noch gar keine Kohlehydratlamellen innerhalb der Suberinlamellen zu sehen sind, die Zellen sich also noch im Sekundärzustande befinden, während sie in den nächst äußeren Zellen in ihrer vollen Dicke ausgebildet waren. In anderen Fällen kann nach Schnee (1907; Hakea suaveolens, pag. 47) wieder kein Sekundärstadium beobachtet werden, da die Auflagerung der Tertiärlamellen hier jedenfalls unmittelbar nach Anlage der Suberinlamelle geschieht. Die Tertiärlamellen können nach Möller (1882, pag. 415) sklerotisch werden. Dieses findet ohne erkennbare Ursache an eng umschriebenen Stellen statt, während aus demselben Phellogen im übrigen unverholzte und zartwandige Korkzellen hervorgehen. Auch kutinisieren können die Tertiärlamellen (Coffea arabica, vgl. den Anhang).

Das Wachstum der jungen Korkzelle ist nach Schnee (1907, pag. 46) nur sehr schwer zu beobachten, da meistens die Zelle nur sehr kurze Zeit im wachsenden Zustande verharrt, und daher der Weg vom Primär- zum Tertiärstadium sehr rasch durchlaufen werden muß. Ich habe bei meinen Beobachtungen diesen Prozeß nur einmal, bei Leptodermis lanceolata (Wurzel) in auffallend klarer Weise beobachtet. Die innerste Zelle der radialen Zellreihe war die Phellogenzelle, danach folgte nach außen eine primäre Korkzelle, dann eine sekundäre Zelle, und in der nächsten waren bereits dünne Tertiärauflagerungen vorhanden, die erst in der übernächsten Zelle zur vollen Dicke herangewachsen waren. Die darauf folgende Zelle war quartär. Nach Möller (1882, pag. 413) und Schnee (1907, pag. 40) spielt sich das Wachstum meistens innerhalb e i n e r Generation ab. Die Zelle ist also bereits im Tertiärzustand, wenn die nächste Zelle auftritt. Oft ist auch nicht einmal ein Primärstadium zu beobachten, so daß bereits die dem Phellogen folgende Zellschicht aus definitiv ausgebildeten Korkzellen besteht. Gegen Ende der Vegetationsperiode schreitet nach Sanio (1860; Viburnum opulus, pag. 51) die Entwickelung der Zellen stets so schnell fort, daß jede schon angelegte Zelle sich zur ausgebildeten Korkzelle umwandelt. Alle diese Verhältnisse hängen wohl zum Teil auch von dem schnelleren oder langsameren Rhythmus der Phellogenteilung ab.

Die jungen Korkzellen können nach Sanio (1860, pag. 56) zwar noch eine Zeitlang ihr Volumen durch Wachstum vergrößern, teilen sich jedoch niemals mehr (pag. 49, Anm.). Wenn entsprechend dem Dickenwachstum neue Radialwände eingeschoben werden müssen, so geschieht dies nach Schnee (1907, pag. 49) bereits im Phellogen. Er versuchte (pag. 53) auch vergeblich durch Wundreiz Teilung der jungen Korkzellen zu erzielen. Schnee experimentierte mit Hacea suaveolens, die sechs Reihen lebender Korkzellen aufweist, und zwar im dampfgesättigten Raum, um dem Absterben der Korkzellen vorzubeugen.

Während die darunterliegenden Parenchymzellen reichlich Wundkallus erzeugten, vermochte Schnee nicht an den lebenden Korkzellen eine Veränderung wahrzunehmen.

Das Zytoplasma der noch lebenden Korkzellen besitzt nach Sanio (1860, pag. 56) körnige Struktur. Bei Hydrangea hortensis konnte Schnee (1907, pag. 48) darin im Winter Chlorophyllfarbstoff feststellen. Die Behauptung Sanios (1860, pag. 56), daß in den Peridermzellen von Sambucus nigra Chlorophyllfarbstoff auftrete, kann sich nach Schnee entweder nur auf die primären Korkzellen oder gar auf Phellodermzellen beziehen, während die mit Suberinlamellen versehenen Korkzellen stets frei davon sind. Auch Stärkekörner wurden von Schnee (l. c.) in den ausgewachsenen, noch lebenden Korkzellen von Hydrangea hortensis gefunden. Der Zellkern gleicht nach Schnee (1907, pag. 30—45) hinsichtlich seiner Färbbarkeit denen anderer Zellen, und ebenso reagieren die jungen Korkzellen auch auf Plasmolyse. Die Reaktionen der Suberinlamelle weisen, wie ich feststellen konnte, vom Auftreten derselben bis zum Absterben der Zelle keine Besonderheiten auf, so daß die chemische Eigenart der Lamelle während der Lebensdauer der Korkzelle vermutlich keine Veränderung erleiden wird. Das Suberin wird also vermutlich von vornherein als Anhydrit und Polymerisationsprodukt von Glycerinestern angelegt (vgl. v. Schmidt, 1910).

Nach den Beobachtungen von Schnee (1907, pag. 30—45) ist die Erscheinung ziemlich häufig, daß die jungen Korkzellen, die ein- oder mehrschichtig auftreten können, noch längere oder kürzere Zeit nach Erreichung des Tertiärzustandes am Leben bleiben, je nach den äußeren Bedingungen und der Eigenart der Spezies. So vermögen nach Wiesner (1890, pag. 111) die Korkzellen von Acer und Tilia, nach Sanio (1860, pag. 56) von Sambucus nigra im lebenden Zustande zu überwintern. Dies geschieht jedoch nach Wiesner (1890, 107 ff.) nur dann, wenn sie bereits mit einer schützenden Schicht abgestorbener Korkzellen bedeckt sind. Ist dies nicht der Fall, oder werden sie dieser Schicht beraubt, so wandeln sie sich alsbald in quartären Kork um.

Wiesner (1890, pag. 107 ff.) weist darauf hin, daß man durch geeigneten äußeren Einfluß, und zwar hohe Feuchtigkeit des umgebenden Mediums, z. B. an Kartoffelknollen Bildung von ausschließlich lebenden Korkzellen bewirken kann. Nimmt jedoch die Feuchtigkeit des Mediums ab, so wandeln sich die lebenden Zellen ziemlich schnell, oft schon nach ein bis zwei Tagen (pag. 119) durch Absterben und Eintrocknen in normalen Kork um. Eine Kartoffel, die nur von lebendem Kork bedeckt ist, transpiriert viel stärker und nimmt viel mehr Wasser auf als eine solche, die normales Periderm besitzt (pag. 108—110). — Wiesner bezeichnet dieses nur aus lebenden Korkzellen bestehende Gewebe, das übrigens auch in der Natur bei sehr hoher Bodenfeuchtigkeit bei Kartoffeln vorkommt (pag. 109), mit einem besonderen Namen: „Saftperiderm", im Gegensatz zum normalen Periderm mit ausgetrockneten, quartären Zellen. Doch spricht schon Haberlandt (1896, pag. 139, Anm. 33) die Ansicht aus, daß dieses „Saftperiderm" wohl nichts anderes, als junges, noch nicht vertrocknetes Korkgewebe sei. Wie Wiesner (pag. 107) selbst sagt, findet es sich da, wo es auftritt, zwischen Phellogen und Korkgewebe eingeschlossen, also an der Stelle, an der die Umwandelung aus meristematischen Zellen in Korkzellen stattfindet. Somit ist das „Saftperiderm" nur ein Stadium dieser Umwandelung, was um so deutlicher wird, wenn man beobachtet, daß die jeweils äußeren Zellen desselben nach einiger Zeit absterben und zu normalen Korkzellen werden, während sich innen neue bilden.

Die Lebensdauer der jungen Korkzellen ist im Verhältnis z. B. zu den Rindenzellen doch nur sehr gering; sie überschreitet nach Sanio (1860, pag. 56) wohl nie ein Jahr. Das Leben der Korkzellen kann jedoch auch so kurz sein, daß man gar keine lebende Zellschicht außerhalb des Phellogens vorfindet. So konnte Schnee z. B. im Kork des Rhizoms von Iris germanica (1907, pag. 43) und bei Greyia Sutherlandii (pag. 41) weder durch Plasmolyse noch durch Kernfärbung lebende Korkzellen feststellen.

Das Quartärstadium der Korkzellen setzt mit dem Absterben der Zellen ein. Welche Bedingungen den Tod der Korkzellen auslösen, ist nach den bisherigen Beobachtungen nicht mit Sicherheit zu sagen. Da jedoch das Absterben sowohl unmittelbar nach dem sehr schnell erreichten Tertiärstadium erfolgen kann, als auch erst in der sechsten oder siebenten Korkschicht, so ist mit Sicherheit zu sagen, daß die Dicke der lebenden Korkschicht resp. die Anzahl der lebenden Korkzellschichten keinen wesentlichen Einfluß ausübt, zumal nach den später fo'genden Erwägungen die Stoffwanderung durch die lebenden Korkzellen

resp. deren Suberinlamellen relativ wenig gehindert wird. Da nicht einzelne Zellen bald hier bald dort absterben, sondern die ganze betreffende Zellreihe, so muß man wohl annehmen, daß die Zeit des Absterbens durch einen aus dem Inneren der Pflanze stammenden Reiz in einer ihr günstigen Weise bestimmt wird.

Während des Überganges vom Tertiär- (resp. Sekundär-) zum Quartärstadium füllen sich die Korkzellen entweder mit Luft oder mit Phlobaphenen. Man darf kaum annehmen, daß sich letztere direkt aus dem abgestorbenen Zellinhalt durch chemische Umwandlung erst bilden, da man nach Schnee (1907, pag. 30—45) wenigstens den Zellkern gewöhnlich noch auffinden kann. Ferner kann man in mit Luft erfüllten Zellen sehen, daß die vertrockneten Zytoplasmamassen nur einen ganz geringen Raum einnehmen und kaum ausreichen möchten, eine Gerbstoffmenge zu liefern, die die ganze Zelle prall erfüllt. Vielmehr darf man wohl der Ansicht sein, daß die Gerbstoffe unmittelbar vor dem Tode entweder als solche in die Zelle einwandern, oder durch das noch lebende Zytoplasma erzeugt und schon vor oder erst mit dem Tode zur Ausscheidung gebracht werden.

Die Art und Weise, wie vermutlich die Luft in die Zellen gelangt, werde ich weiter unten erörtern. Sie wandert nach dem Tode in dem Maße, als der Zellinhalt durch Austrocknen schrumpft, diosmotisch durch die noch feuchten Zellwände hindurch und füllt die Zelle schließlich vor dem gänzlichen Austrocknen gleich den Phlobaphenen prall an. Während dieses Übergangsstadiums schreitet vermutlich die Polymerisation und Anhydritbildung des Suberins weiter fort, da, wie oben auseinandergesetzt, die Suberinlamellen der lebenden und toten Korkzellen verschiedene physikalische Eigenschaften haben. Das Übergangsstadium dauert jedenfalls nur sehr kurze Zeit an, da es mikroskopisch nicht beobachtet wurde.

Im Quartärstadium ist der Kork lufttrocken. Ein nachträgliches Wiederaufleben der abgestorbenen Zellen ist nicht möglich. Daher zeigen abgestorbene Korkzellen kein Wachstum mehr, sondern vergrößern ihre Tangentialausdehnung auf Kosten der radialen, um dem Dickenwachstum zu folgen, bis Zerreißung eintritt. Schwendener (1882, pag. 60) fand, daß Korkzellenschichten, die noch am Stamm hafteten, eine Dehnung bis 100 Prozent aushielten, wohingegen losgelöste Schichten bei 2 Prozent Dehnung bereits zerrissen. Durch die Spannung wird jedoch auch die Zellwand selbst gedehnt und so kommt es, daß die Wände der äußeren Zellen dünner sind als die der inneren, wie dies Sanio (1860) bei Fagus silvatica (pag. 70) und Schnee bei Quercus pedunculata (1907, pag. 39) beobachteten. Die Streckung der Zellwände geht dann nach v. Höhnel (1877, pag. 595) häufig mit gewissen Zerreißungserscheinungen Hand in Hand. In den Tangentialwänden und zwar nur den Kohlehydratlamellen und der Primärmembran treten Risse auf, während die dehnbare Suberinlamelle die Streckung aushält und als wichtigster Bestandteil der Korkzellwand die charakteristischen Funktionen derselben weiter ermöglicht. Die Risse sind direkt nicht zu sehen, sondern nur an der Beschaffenheit des braunen Zellinhalts zu erkennen. Dieser zeigt in der Tangentialansicht unter einem Riß größere Durchsichtigkeit dadurch, daß hier eine stärkere Dehnung desselben stattgefunden hat, also weniger Masse vorhanden ist, wodurch der Inhaltstoff gestreift erscheint. Andererseits dringt derselbe durch den Druck von innen drängender Gewebe in die entstandenen Spalten ein und bewirkt dadurch auf der Queransicht den Eindruck, als seien die tangentialen Kohlehydratlamellen mit vielen Tüpfelkanälen durchsetzt, die mit Inhaltsmassen erfüllt seien. In inhaltsfreien Korkzellen ist nur eine unregelmäßige Streifung der Korkzellwände zu erkennen.

In Korkzellen, die das Tertiärstadium überschlagen, die also keine Kohlehydratlamellen besitzen, löst sich die Suberinlamelle im Quartärstadium mitunter von der Primärmembran faltig ab, wie dies Sanio bei Ulmus effusa (1860, pag. 81 und Fig. 34) und Sorbus aucuparia (pag. 61) sah.

Im Blattperiderm kann das Absterben der Korkzellen nach Bachmann (1880, pag. 233) zur völligen Durchbohrung der Blätter führen (Ilex aquifolia pag. 209, Ruscus aculeatus pag. 199). Da nämlich die Peridermbildung hier oft in immer tiefere Zellagen fortschreitet, so tritt schließlich der Fall ein, daß sämtliche Zellschichten des Blattes in Kork umgewandelt sind. Das tote Korkgewebe blättert nun an der betreffenden begrenzten Stelle infolge seiner größeren Sprödigkeit heraus, so daß ein Loch im Blatt entsteht.

Phelloid. Die Phelloidzellen entwickeln sich anfangs ebenso wie die Korkzellen. Sie sind im meristematischen Zustande vor den primären Korkzellen durch nichts ausgezeichnet. Im Laufe der Ent-

wicklung verstärken sie aber allmählich ihre Primärwand direkt durch Auflagern von Kohlehydraten, ohne daß eine Suberinlamelle ausgebildet wird. Gleichzeitig treten durch Auseinanderweichen der Primärmembranen in den Mittellamellen Interzellularen zwischen den Phelloidzellen auf. Dadurch, daß den Zellen eine Suberinlamelle fehlt, lassen sich nur drei Stadien im Entwicklungsgang derselben unterscheiden. Im ersten Stadium wird das hauptsächliche Größenwachstum durchgeführt, im zweiten werden die Folgelamellen auf die Primärmembran aufgelagert, und im dritten stirbt die Zelle ab. Das erste und zweite Stadium gehen ohne eigentlich scharfe Grenze ineinander über. Die Phelloidzellen sterben zusammen mit den Korkzellen ab und füllen sich dabei nach v. Höhnel (1877) fast immer mit Luft, nur selten mit etwas braunem Inhalt.

Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Die Peridermbildung wird von manchen äußeren Einwirkungen beeinflußt. So zeigen nach Douliot (1889,III, pag. 395, 1889,II, pag. 121) Korke, die in einem mehr oberflächlichen Periderm entstanden sind, auf der dem Licht zugewandten Seite viel stärkere Entwicklung als auf der Schattenseite. Das Licht fördert also die Tätigkeit des Phellogens in bezug auf Korkbildung. Periderme, die in tieferen Rindenschichten angelegt sind, zeigen diese Erscheinung nicht.

Der Einfluß der Atmosphärilien zeigt sich nach Möller (1882, pag. 409, Anm. 3) besonders in den Peridermen, die nicht in den jüngsten, sondern in älteren Internodien nach beendetem Längenwachstum angelegt sind, und zwar in der Weise, daß das Periderm an exponierten Stellen eher in Erscheinung tritt als an geschützten. Die Lage der Korkinitialen in bezug auf die übrigen Gewebe wird nach Möller (l. c.) durch äußere Einflüsse nicht geändert.

Wiesner (1890, pag. 107 ff.) beobachtet an Kartoffelknollen, daß durch höheren Wassergehalt des umgebenden Mediums eine Vermehrung der lebenden Korkzellschichten bewirkt, also das Quartärstadium der Zellen hinausgeschoben wird. Schnee (1907, pag. 60) gibt jedoch nach seinen Beobachtungen an Holzgewächsen an, daß hier unter diesen Umständen die Lebensdauer nicht beeinflußt wird.

In Wasser oder Schlamm wird, wie Schenck (1889, pag. 527) berichtet, bei vielen Sumpfsträuchern und -stauden statt des normalerweise vorhandenen Korkes aus demselben Meristem ein physiologisch und morphologisch gänzlich abweichendes Gewebe erzeugt, das Aerenchym (z. B. Mimosa cinerea, pag. 554; vgl. auch weiter unten). Bei Verminderung der umgebenden Feuchtigkeit geht dieses Gewebe zugrunde und Kork tritt wieder in Erscheinung. Mit dem Eintritt der Aerenchymbildung wird, wie ich an Desmanthus natans wahrnahm, auch die Phellodermbildung sistiert (siehe weiter unten).

Wird ein Druck auf das Periderm ausgeübt, z. B. durch zwei aneinander liegende Äste, so steigert sich nach Beobachtungen von Kuhla (1897) die evtl. Phellodermbildung in außerordentlichem Maße, so z. B. bei Quercus pedunculata (pag. 163) von drei auf zwanzig Zellreihen.

Kork- und Suberinlösung. Das Suberin des quartären Korkgewebes kann unter Umständen an gewissen Stellen wieder verschwinden resp. gelöst werden. So kommen nach Möller (1882, pag. 29) im Kork von Abies canadenis Harzräume vor, die sich mikroskopisch als zarte, weiße, tangential verlaufende Linien darstellen. Diese entstehen nach v. Höhnel (1882, pag. 161) in dem mit Gerbstoff dicht angefüllten Gewebe in der Weise, daß in einer jüngeren oder älteren quartären Zelle Harztropfen auftreten. Diese vergrößern sich, und es entstehen lysigene Hohlräume dadurch, daß die Primärmembran und die Suberinlamellen verschwinden, indem die Harz- und Hohlraumbildung tangential fortschreitet. Die Kohlehydratlamellen sind in den Harzräumen noch vorhanden, niemals jedoch Suberin. Dies muß also in dem Harz oder Balsam gelöst worden sein. Diese Lösung der Suberinlamelle kann sich bis auf acht Zellreihen erstrecken.

Über einen weiteren Fall von Suberinlösung bei Vereinigung zweier Kallusränder nach Verwundung berichtet Mäule (1896, pag. 29): „Berühren sich die Ränder zweier einander entgegenwachsender Kallus, ... so wird bei weiterem Wachstum durch den vermehrten gegenseitigen Druck eine Abplattung dieser Ränder hervorgerufen, so daß schließlich eine vollständig gerade verlaufende Korkplatte die beiden

parenchymatischen Teile trennt. Diese Korkplatte zu entfernen, ist der nächste und wichtigste Schritt zur Vernarbung der Wunde. Diese Entfernung geschieht nun dadurch, daß die Korkplatte allmählich, und zwar von innen nach außen gelöst, resorbiert und auf diese Weise weggeführt wird. An einer oder mehreren bestimmten Zellen der Korkplatte, meist in der Mitte oder gegen den Stamm zu beginnt der Kork, sich in gewisser Weise zu verändern. Die Zellwände parallel zur Korkplatte werden dünner, durchsichtiger, auch der im Inneren eingeschlossene, ganz dunkelbraune Kern von zerdrückten, früher äußersten Korkzellen färbt sich an jenen Stellen etwas heller. Die Auflösung des Korkes beginnt, die Produktion des Lösungsmittels geschieht wahrscheinlich in den angrenzenden Rindenpartien bezw. den jüngst angelegten Korkzellen. Allmählich verschwindet zuerst der innere braune Kern und die eigentlichen Korkschichten schließen sich zusammen. Diese werden nun von außen an abgetragen.“ „Das Eindringen des Lösungsmittels bis in das Innere der Korkplatte geschieht auf Grund einer teilweisen Umwandlung der zur Platte parallelen Zellmembranen. Diese verhalten sich den verschiedenen Korkreagentien gegenüber etwas anders als die Querwände und sind in konzentrierter Schwefelsäure nicht mehr ganz löslich.“ Auch hier verschwindet also das Suberin vollständig und wird hinweggeleitet. Über die Natur des Lösungsmittels vermag Mäule keine Angabe zu machen. Krieg (1908) streitet ein solches überhaupt ab, indem er sich vorstellt, daß die toten Korkzellen in den Besitz lebenden Inhalts gelangten, nach Art der Thyllenbildung sich die einer Korkzelle nächstliegende Kallusparenchymzelle in die erstere hineinstülpe, worauf die Parenchymzelle nach vorheriger Teilung einen Tochterkern mit dem zugehörigen Protoplasma an die benachbarte Korkzelle abgegeben habe und hiermit in die Auflösung des Korkes eingreife. Mir scheint zu dieser Annahme doch wohl keinerlei Berechtigung vorzuliegen.

Abtrennung des Korkes. Bei vielen Peridermen, deren Kork eine große Dicke erlangt, blättern außen nach de Bary (1877, pag. 116) Korkzellen ab, etwa in dem Maße, als die Neubildung von innen erfolgt, so daß annähernd die Dicke der Korkschicht erhalten bleibt. Diese Abschülferung erfolgt entweder unter dem Einfluß der Atmosphärilien von Zellschicht zu Zellschicht, oder sie wird, wie v. Höhnel (1877, pag. 601) ausführt, außerordentlich unterstützt durch das Phelloid, und zwar kommt hierfür das Trennungsphelloid in Frage. Das passive Trennungsphelloid ist dünnwandig und zur Zerreißung in bestimmter Richtung geeignet, die durch die hygroskopischen Krümmungen ausgelöst wird, welche mit dem in diesem Falle dickwandigen Korkgewebe entstehen. Im aktiven Trennungsphelloid verhält sich die Sache umgekehrt. Hier sind die Phelloidzellen dickwandig, und der Kork hat zarte Zellen, wodurch derselbe Effekt erzielt wird. Die Zerreißung findet hier jedoch im Kork statt. Die Abtrennung der Schichten unter Einwirkung des Trennungsphelloides (Koniferen) geschieht nach v. Höhnel (1877, pag. 620), ob im Phelloid oder im Kork, stets unter Zerreißen der Zellen selbst.

Entstehungsursachen des Periderms.

Im Gegensatz zu dem Schluß, der nach früheren Erfahrungen sehr naheliegend war, steht die Erkenntnis Tittmanns (1897, pag. 121), daß ein ursächlicher Zusammenhang zwischen Dickenwachstum und Korkbildung nicht in dem Maß vorhanden ist, daß die Vergrößerung des Radius notwendig die Bildung eines Periderms zur Folge hat. Vielmehr findet diese auch statt, wenn die Epidermis erhalten bleibt. Tittmann stellte dies in der Weise fest, daß er das Dickenwachstum durch Eingipsen der zum Versuch dienenden Zweige sistierte, wodurch die Epidermis erhalten blieb, da sie keiner Dehnung ausgesetzt wurde. Die Peridermbildung trat jedoch in der nämlichen Weise ein, wie in den nicht eingegipsten Zweigen. Hingegen scheint die Länge der Zeit bei der Bildung des Periderms ein entscheidendes Moment zu sein, denn bei einem gewissen Alter setzt sie in der prädestinierten Initialschicht ein, ohne daß eine gewisse Dicke des betreffenden Pflanzenteils erreicht zu sein braucht, also auch bei sistiertem Dickenwachstum.

Jedoch tritt bei gewissen Pflanzen (Viscum album), deren Epidermis dem Dickenwachstum zu folgen vermag, nach Beobachtung von Damm (1901, pag. 222) keine Peridermbildung ein.

Über die Entstehungsursachen des Blattperiderms ist nichts bekannt.

Topographie.

Über den Ort der Entstehung des Korkes stellt Möller (1882, pag. 406, 407) folgende Einteilung auf: 1. Das Phellogen liegt unmittelbar unter der Epidermis. 2. Das Phellogen entsteht aus der Epidermis selbst. 3. Das Phellogen entsteht aus einer tiefer liegenden Reihe von Zellen der primären Rinde. 4. Das Phellogen liegt in der Region der primären Gefäßbündel.

Douliot (1889, pag. 327) ist der Ansicht, daß aus den letzten beiden Punkten dieser Aufstellung nicht genug ersichtlich ist, aus welchem Gewebe der Rinde sich das Phellogen entwickelt. Dadurch, daß die Endodermis eine scharfe Grenze zwischen Außenrinde und Zentralzylinder bildet, ist eine genauere topographische Bestimmung möglich, als die erwähnte. Da sowohl die Endodermis selbst, als auch die innen und außen von dieser liegenden Gewebe als Ausgangspunkt für das Periderm dienen können, erweitert Douliot die Möller'sche Aufstellung zu folgenden fünf Möglichkeiten (1889, pag. 328): 1. Das Phellogen entsteht aus der Epidermis selbst; 2. aus dem subepidermalen Gewebe; 3. aus einem tieferen Gewebe der Rinde; 4. aus der Endodermis; 5. aus dem Perizykel (dem peripheren Gewebe des Zentralzylinders; Mager 1907, pag. 4).

Doch fügt Douliot hinzu: (pag. 394): „Ce n'est que dans des cas exceptionnellement rares que l'endoderme se cloisonne pour fournir un périderme. On peut donc dire, d'une façon générale, que si le périderme est profond, il prend naissance dans le péricycle." Auch der dritte Fall kommt selten vor, während No. 1, 2 und 5 am häufigsten anzutreffen sind (pag. 328). Einige Beispiele seien nach Douliot (1889) erwähnt. Das Periderm der Achse entsteht subepidermal bei Ulmus (pag. 329) und Salix (pag. 330), epidermal bei Drimys glauca (pag. 333) und Myroxylon pereirae (pag. 349), im Gewebe der Außenrinde bei Robinia pseudacacia, und zwar in der vierten bis sechsten Gewebeschicht, in der Endodermis bei Lotus corniculatus, Trifolium alpestre (pag. 352), im peripheren Teil des Zentralzylinders (Perizykel) bei Thea und Camellia (pag. 337).

In der Wurzel entsteht das Periderm im Perikambium.

Peridermbildung kann nach Sanio auch innerhalb von Gefäßbündeln stattfinden, so z. B. bei Casuarina torulosa (1860, pag. 103). Diese Pflanze entwickelt den Kork in Längsstreifen zwischen den der Achse herablaufenden Leisten. Von diesen Streifen aus breitet sich das Periderm seitlich aus und durchschneidet die tieferen Gewebeschichten der Leisten. Dies geschieht von beiden Seiten aus, und die beiden Peridermblätter gelangen schließlich an das, in der Rinne liegende Gefäßbündel und durchbrechen dieses entweder unmittelbar unter dem Tracheenteil, oder in etwas tieferer Schicht. Die das Gefäßbündel durchbrechende Korkbildung erfolgt so, daß die betreffenden Initialzellen, welche nicht verholzt sind, sich radial strecken und darauf tangential teilen (l. c., Fig. 80). Das Gefäßbündel wird dadurch in einen äußeren, dem Absterben preisgegebenen, und einen inneren Teil zerspalten.

Dieses Beispiel zeigt ferner, daß der Entstehungsort nicht ausnahmslos rings herum um die Achse immer derselbe ist, wenngleich dies als Regel gilt. Vielmehr können hier Zellschichten ganz verschiedener Tiefe auf ein und demselben Querschnitt zu Initialzellen werden. In den Mulden zwischen den Leisten der Achse bildet sich das Periderm aus der äußersten Schicht der Rinde, also subepidermal. Schreitet die Epidermbildung nun seitlich weiter fort, so läuft sie, wie schon bemerkt, nicht unter der Epidermis der Leisten fort, sondern in etwa demselben Radius quer durch die Leisten, also in einer viel tieferen Rindenschicht, wodurch die Leiste abgeschnürt wird (l. c., Fig. 80). Dies findet nach Möller (1882, pag. 410) überall da statt, wo durch Peridermbildung eine Abrundung einer sonst mit stark hervortretenden Kanten versehenen Achse erfolgt (Acacia).

Die meisten Pflanzen mit ausdauernder Achse, welche infolge der Reduktion der Laubblätter in der Außenrinde Assimilationsgewebe führen, legen das Periderm in Längsstreifen an, die parallel mit Streifen von lebender Epidermis laufen (Roß 1886), so daß hier Epidermbildung und ausdauernde Epidermis neben einander liegen. Erst in höherem Alter schließt sich das Periderm seitlich, so daß es rings herum läuft (Sarothamnus scoparius).

Für jede Gattung ist nach Sanio (1860, pag. 42) der Sitz der Peridermbildung konstant. — Blattperiderme (Korkwucherungen) treten nur in lokaler Begrenzung auf. Das Phellogen derselben entwickelt sich zumeist aus der ersten subepidermalen Zellenlage, selten aus einer tieferen. Ferner bilden nach Mikosch (1876) auch Knospendecken (Aesculus) Periderm.

Borke.

Die Bildung des Periderms kann sich in tieferen Gewebeschichten wiederholen und dadurch sukzessive tiefere Gewebezonen als vertrocknete Borke abschneiden. Diese inneren Periderme treten nach Möller (1882, pag. 409) unter tiefliegenden Erstlingsperidermen schon nach kurzer Zeit, mitunter schon in der ersten Vegetationsperiode auf, während es bei oberflächlichen Erstlingsperidermen wesentlich länger dauert. Bei den Achsen, bei denen das erste Periderm in der Tiefe der Rinde entsteht, nehmen nach de Bary (1877, pag. 570) auch alle übrigen die gleiche Anordnung an wie das erste, schneiden also jedesmal eine, wenn auch nicht immer ganz vollständige und regelmäßige, ringförmige Rindenschicht ab (Ringelborke). Bei den Arten mit oberflächlichem Erstlingsperiderm dagegen entstehen die sukzessiv folgenden in der Form, daß sie, an die jeweils äußere Peridermlage ansetzend, schuppenförmige Rindenstücke abschneiden (Schuppenborke).

Sowie das Absterben der jungen Korkzellen beginnt, tritt auch der Tod der außerhalb liegenden Parenchymschicht der Borke ein, so daß außerhalb des innersten, ausgebildeten Periderms alles Gewebe abgestorben ist. Solange das Periderm jedoch noch so jung ist, daß es keine toten Zellen aufweist, vermag auch das außerhalb liegende Parenchym noch unbehindert zu leben. Bei Pflanzen, bei denen die Korkzellen sehr lange in diesem jugendlichen Zustande verharren, resp. die Intervalle in der Peridermbildung der Borke kurz sind, kann es eintreten, daß bereits wieder ein neues Periderm angelegt wird, während das vorige noch am Leben ist. Unter diesen Umständen hat man Borke vor sich, deren beiden innersten Lamellen noch leben. Diese Erscheinungen habe ich bei Exochorda Alberti und Desmanthus natans wahrgenommen. Bei letzterer bestanden die beiden lebenden Periderme aus je zwei Korkzellenschichten und einigen Phellodermzellschichten. Beide Periderme waren durch wenige Rindenparenchymzellschichten von einander getrennt. Die jungen Korkzellen dieser Pflanze besitzen eine relativ hohe Lebensdauer, so daß dieser angegebene Zustand durch lange Zeit hindurch erhalten bleibt. Bei Exochorda fand ich diese Verhältnisse nicht so auffallend. Die Wurzel besaß Ringelborke und die lebenden Schichten der Borke waren hier folgende: 1. Die innerste Korkschicht, die aus zwei, teilweise auch drei mit Suberinlamellen versehenen Zellagen bestand; 2. die darauf nach außen folgende Parenchymschicht; 3. die innerste Korkzellage des zweitinnersten Korkringes. Das Phellogen desselben hatte das Wachstum bereits eingestellt, während das innerste noch in Teilung begriffen war. Die Parenchymzellen der toten Borkeschichten waren kollabiert und braun, die lebenden dagegen waren farblos und hatten normalen Inhalt mit färbbarem Kern, ebenso wie auch die lebenden Korkzellen.

Porenkork.

Da der Gasaustausch durch den Kork hindurch nur sehr gering ist, würde er jedenfalls nicht ausreichen, das Atmen der darunter liegenden Gewebeschichten in genügendem Maße zu gestatten und so vermag das Phellogen die Lentizellen zu erzeugen, durch die Luft ein- und austreten kann. Bei den Koniferen und Dikotylen kommen nach Klebahn (1884, pag. 537 ff.) Lentizellen fast allgemein vor. Bei denjenigen Arten, bei denen normale Lentizellen fehlen, findet sich zumeist ein Ersatz dafür durch eine etwas andere Vorrichtung, den Porenkork. Dieser ist jedoch nicht, wie Klebahn meint, als eine besondere Modifikation des Korkes anzusprechen, sondern stellt wohl nur eine Abart der Lentizellen dar. Der Porenkork kommt vor in ovalen und rundlichen, lokalisierten Platten im Kork, die aus etwas kleineren, ebenfalls verkorkten Zellen bestehen und die in keiner Beziehung stehen zu den Interzellularen des darunter liegenden, lebenden Gewebes. Ferner tritt der Porenkork auf über den Markstrahleninterzellularen, die durch ihn kontinuierlich hindurch laufen, und somit durch den Kork hindurch

direkt nach außen münden. Der Porenkork besitzt Interzellularen zwischen seinen rundlichpolygonalen Zellen und vermag daher, gleich den Lentizellen den Gasaustausch zu erleichtern. Er unterscheidet sich von ihnen zumal durch das Fehlen der unverkorkten Füllzellen. Die Zellen des Porenkorkes bilden sich in regelmäßiger Folge mit den Korkzellen, stören also die Gleichförmigkeit des Gewebes kaum, im Gegensatz zu den normalen Lentizellen, die ein auffallendes, vom Kork stark abweichendes Gewebe darstellen.

Physiologie des Periderms.

Physiologie des Korkes. Indem ich in folgendem die Verhältnisse der Wasser- und Gaswanderung im Kork besprechen will, werde ich zunächst zum besseren Verständnis die Nomenklatur kurz wiederholen, wie sie Pfeffer (1897, pag. 166, 168) für Gaswanderungen in vegetabilischen Lamellen gebraucht:

Diosmose wird die Wanderung gelöster Gasteilchen durch von Wasser imbibierte Wandungen genannt, im Anschluß an die osmotischen Vorgänge in Lösungen. Die Wanderung wird bewirkt durch einseitigen Druck auf die Membran. Gleichgültig ist dabei, ob der Partiärdruck bewirkt wird durch mechanische Verdichtung des Gases, oder durch ein an und für sich dichteres Gas.

Filtration ist die Wanderung der Gase in Gasform durch die Poren einer Scheidewand, falls die Strömung durch einseitige Kompression des Gases bewirkt wird.

Gasdiffussion ist die Wanderung der Gase in Gasform durch die Poren einer Scheidewand, hervorgerufen durch verschiedene chemische Zusammensetzung der Gase zu beiden Seiten der Membran.

Die Resultate der nachfolgenden Erörterungen stellen sich folgendermaßen dar: Das tote Korkgewebe läßt keine Druckfiltration zu, wohl aber Gasdiffussion und in mit Wasser imbibiertem Zustande Diosmose der Gase. Wasser vermag das Korkgewebe sowohl in Gasform als in flüssigem Zustande aufzunehmen. Die Geschwindigkeit der Diosmose wächst mit dem Wassergehalt des Korkgewebes und ist ferner abhängig von der leichteren oder schwierigeren Löslichkeit der Gase im Imbibitionswasser.

Als Medium für die Gas- sowohl als Wasseraufnahme und -wanderung ist mit größter Wahrscheinlichkeit lediglich die Primärmembran anzusprechen. Die Gas- und Wasserwanderung geht also nicht durch das Lumen der Zelle.

Die Primärmembran vermag in sich CO^2 zu speichern und festzuhalten.

Die Suberinlamelle der toten Korkzelle ist unbenetzbar und läßt keinerlei Gaswanderung zu. Jedoch vermag sie kurz nach dem Tode der Zelle, solange sie noch feucht ist und keine weitere Umwandlung erlitten hat, Gase osmotisch hindurchtreten zu lassen. In dieser Zeit findet das Füllen der Zellen mit Gasen statt und zwar entsteht ein Überdruck, der sich nicht wieder ausgleichen kann und daher in der Korkzelle bestehen bleibt, da inzwischen Austrocknung der Suberinlamelle eingetreten ist.

Die Luft in den Lumina der Korkzellen hat einen weit höheren Sauerstoffgehalt als die Atmosphäre, etwa 25—34 Prozent.

Das Korkgewebe. Unsere Kenntnisse über das Verhältnis des Korkgewebes zur Filtration stammt in erster Linie von den Experimenten von Wiesner und Molisch (1889). Sie stellten fest (pag. 13 bis 15), daß die lentizellenfreie Korkhaut von Betula (0,9 mm dick), sowie der Kork von Prunus avium, Solanum tuberosum und Quercus suber bei einem einseitigen bedeutenden Überdruck (bis zu 3 Atm.) keine Druckfiltration zeigten, d. h. auf rein mechanischem Wege vermochte Luft nicht durch den lufttrockenen Kork hindurchzudringen.

Ein anderes Verhalten zeigt nach Böhm (1883) der Kork gegenüber der Diffusion von Gasen. Er ging in der Weise zu Werke (pag. 549), daß er verschiedene Gase (CO^2, H,N) durch eine fehlerfreie Korkplatte von Quercus suber trennte und beobachtete, ob Gase durch die Platte hindurchtraten. Dies geschah in folgender Weise: Ein U förmig gebogenes Glasrohr wurde an einem Ende durch eine Korkplatte von Quercus suber luftdicht verschlossen. Unter dieser befand sich Stickstoff, der nach unten durch

Quecksilber abgeschlossen war, das in der Biegung des Rohres lag. Letzteres wurde vertikal in eine Kohlensäure- oder Wasserstoffatmosphäre gebracht. Das Quecksilber stieg nun langsam in dem freien Schenkel des Rohres durch Druckzunahme im geschlossenen Teile. Diese beruht auf einer größeren Permeabilität des Korkes für Wasserstoff resp. Kohlensäure gegenüber dem Stickstoff. Die Diffusion schreitet so lange fort, bis der osmotische Druck im inneren und äußeren Gefäße gleich ist. Bis zu dem Moment steigt die Pression im geschlossenen Schenkel. Wiesner und Molisch (l. c.) wiederholten das Böhmsche Experiment über Diffusion mit Birkenkorklamellen und stellten fest, daß der Quecksilbermeniscus in 53 Tagen bereits um 27 mm gestiegen war.

In zwei parallelen Versuchen von Wiesner und Molisch (1889, pag. 28) ergab sich weiter, daß der Durchtritt der Gase durch die vom Wasser imbibierte Korkschicht, also Diosmose, auffallend rascher von statten geht, als Diffusion durch die lufttrockene. Hierzu wurde eine Glasröhre luftdicht an einem Ende durch ein völlig lückenfreies Korkplättchen (Quercus, Betula) geschlossen. Die Röhre wurde mit Wasserstoff gefüllt und mit Quecksilber abgeschlossen. Durch Diffusion stieg der Quecksilbermeniscus. In einem Falle wurde die Korkplatte lufttrocken gehalten, im anderen Falle hingegen war sie ständig feucht. Bei Anwendung von Eichenkork stieg der Meniscus unter der trockenen Platte in 30 Tagen 18,8 mm, unter der feuchten 85 mm. Bei Anwendung von Kohlensäure und Birkenkork war der Unterschied noch drastischer. Unter dem trockenen Kork hob sich das Quecksilber in 37 Tagen um 12,5 mm, nach Imbibition desselben Korkstückes hob es sich in 19 Tagen bereits um 62 mm.

Das Korkgewebe muß auch in der Natur die Aufnahme und Wanderung von geringen Mengen Wasser in Substanz oder Gasform zulassen, wie die Transpiration zeigt, die Wiesner und Pache (1875, pag. 145 ff.) an entlaubten Zweigen (Aesculus hippocastanum) nach Verklebung der Blattnarben und Lentizellen durch Wägung feststellten. Doch geht aus den Versuchen von Haberlandt (1909, pag. 125) genugsam hervor, welchen bedeutenden Widerstand das Korkgewebe der Transpiration und somit der Wasseraufnahme und -wanderung entgegensetzt. Er stellte an Zweigstücken von Aesculus hippocastanum, Syringa vulgaris, Sambucus nigra und Pirus communis nach Verklebung aller Öffnungen, Blattnarben und Lentizellen vermittelst Wägung fest, daß der Verdunstungskoeffizient hierbei 16—45 mal geringer war, als der einer offenen Wasserfläche. Versuche von Nägeli (1863, pag. 53) zeigen, daß mit Periderm versehene Kartoffeln sogar bis 66 mal weniger Wasser verdämpfen lassen als eine freie Wasserfläche. Ferner weist dieser Autor nach (pag. 49), daß die Verdunstungsgröße durch das Korkgewebe auch gegenüber einem von diesem Gewebe entblößten Pflanzenteil ganz außerordentlich herabgesetzt wird.

Das tote Korkgewebe ist nach Wiesner und Molisch (1889, pag. 37, 38) in verschiedenem Maße hygroskopisch und mit Wasser imbibierbar, je nach der spezifischen Natur des betreffenden Gewebes. So nimmt z. B. Birkenkork 7,2 % gasförmiges oder 13,8 % Imbibitionswasser auf. (Die Werte wurden durch Wägung gefunden.) Nach Böhm (1883, pag. 525, Anm.) soll der lufttrockene Kork von Quercus sogar noch 5,68 % Wasser enthalten, doch gibt er nicht den Feuchtigkeitsgehalt der zum Trocknen benutzten Luft an.

Wie sich weiter unten zeigen wird, ist jedoch nur die Primärmembran derjenige Teil des Korkgewebes, der das Wasser aufzunehmen vermag. Ebenso findet daher auch Diosmose nur in dieser Membran statt. Auch die Gasdiffusion vollzieht sich, wie sich im weiteren Verlaufe zeigen wird, nur in der Primärmembran, so daß diese überhaupt das Medium für alle Gasbewegung im Korkgewebe darstellt.

Unverkorktes und unverholztes Gewebe. Die Korkzellschichten verhalten sich in bezug auf Gasfiltration wie wahrscheinlich die meisten anderen Pflanzenzellschichten, mit Ausnahme der verholzten. Letztere lassen, wie Wiesner und Molisch (1889) durch einseitige Druckbelastung feststellten, ebenfalls keine Gasfiltration zu. Die Autoren verwendeten zu den Versuchen Epidermen von Blättern (pag. 15), einschichtige Algen (Ulva latissima, pag. 20), Endospermgewebe (pag. 21) und Mark (Diaphragmen; pag. 22).[1])

[1]) Merkwürdigerweise ergibt sich aus zwei Versuchen von Steinbrinck (1900), die er an Antheren von Fritillaria imperialis (pag. 279) und Mark von Helianthus annuus (pag. 280) ausführt, gerade eine außerordentlich hohe Luftdurchlässigkeit der Cellulosemembranen, die ermöglicht, daß die vorher im Vakuum ausgetrockneten Zellen bereits

In bezug auf Diffusion zeigt das Korkgewebe einen Unterschied gegenüber anderen, unverkorkten und unverholzten Geweben. Diese lassen Diffusion nach Wiesner und Molisch (1889, pag. 31) im trockenen Zustande nicht zu. Infolgedessen ist auch keine Absorption von Gasen in den betreffenden Lamellen möglich.

Wohl aber gestatten sie, mit Wasser imbibiert, in vollem Maße Diosmose.

Verholzte Membranen. Im Gegensatz zum Verhalten des Korkgewebes und der eben angeführten steht offenbar das verholzter Zellmembranen, die die Gasfiltration nach den Experimenten von Claussen (1901) zuzulassen scheinen. Dieser Autorbenutzte zu seinen Versuchen (pag. 426 ff.) Holz von Koniferen und evakuierte dasselbe mittelst einer Luftpumpe resp. des torricellischen Vakuums, während er beobachtete, ob Luft aus den geschlossenen Tracheiden austrat, resp. nach Wiederherstellung des Normaldruckes wieder aufgenommen wurde. Andererseits wurde eine Versuchsreihe mittelst Kompression angestellt und zwar wurde auch hier in doppelter Weise verfahren, indem die Luft gemessen wurde, die in den Holzzylinder eindrang und diejenige, die bei Wiederherstellung des Normaldruckes austrat. Um festzustellen, daß es sich bei seinen Versuchen tatsächlich um die aus den Tracheiden ausgetretene, resp. in diese aufgenommene Luft handelt, machte er folgenden Kontrollversuch: Er evakuierte einen Holzzylinder, brachte ihn darauf längere Zeit unter Wasser und konnte hierauf konstatieren, daß die Tracheiden sich tatsächlich restlos mit Wasser gefüllt hatten.

Da die Zellmembranen des lufttrockenen Holzes durch die starke Druckdifferenz leicht zerreißen, und so die Luft direkt zirkuliert, überzeugte sich Claussen nach jedem Versuch, ob dieselben intakt geblieben waren und die Luft durch sie hindurch getreten war.

Jedoch ist nicht sicher zu erkennen, inwieweit es sich bei diesen Versuchen um Filtration oder Diosmose handelt, da Claussen lufttrockenes Holz verwandte, das möglicherweise noch erhebliche Mengen von Wasser in seinen Membranen enthielt. Nur so ließe sich erklären, daß nach den Böhmschen Versuchen (siehe unten) durch Holzlamellen bei absoluter Trockenheit, die durch Wärme und im Exsikkator erreicht war, keine Gasfiltration stattfand.

Claussen (1901) stellte seine Versuche nicht nur an lufttrockenem, sondern auch an feuchtem Holze an. Auch durch die feuchten Membranen vermochte er Luft hindurch zu saugen und zu pressen, so daß die imbibierten Holzlamellen also Diosmose zulassen. Ferner ergab sich aus dem Verhältnis von ein- oder ausgetretener Luft zu der dazu erforderlichen Zeit, unter Berücksichtigung aller Nebenumstände, daß die Membran mit zunehmendem Wassergehalt für Luft permeabler wird.

Die Begünstigung der Gaswanderung durch Anwesenheit von Imbibitionswasser erklären Wiesner und Molisch (1889, pag. 34) folgendermaßen: „Indem die Zellhaut infolge von Wasseraufnahme quillt, entfernen sich offenbar ihre Massenteilchen immer mehr und mehr voneinander und nehmen Wasser zwischen sich auf. Dieses ist es nun, welches das Gas relativ reichlich und nach Maßgabe der Beschaffenheit des letzteren mehr oder minder reichlich absorbiert und diffundieren läßt.“ Claussen führt weiter aus (pag. 469): Die Eigenschaft der Membran, im feuchten Zustande leichter permeabel zu sein, als im trockenen, gemeinsam mit der Tatsache, „daß die Gase eine Wandung um so leichter passieren, je leichter sie von Wasser absorbierbar sind, legt eine Vermutung über die Art des Durchtritts nahe. Auf der Seite des größeren Druckes nimmt das Wasser der Zellwand durch Absorption aus der Luft Moleküle auf, verteilt sie gleichmäßig in der Wand und gibt sie wenigstens teilweise auf der Seite des geringeren Druckes wieder ab.“ Dies wird natürlich auch für den Kork und die nicht verkorkten und unverholzten Gewebe zutreffen.

Bezüglich der Gasdiffusion stimmt der Kork mit den verholzten Gewebelamellen überein, was sich aus den Experimenten von Böhm (1883, pag. 543) ergibt. Er zog die Luft aus trockenem Koniferenholz im torricellischen Vakuum aus und trocknete das Holz darauf noch weiter bei 97—98° und darauf im Exsikkator, der öfters gelüftet wurde. Nach längerer Zeit wurde das Holz wiederum evakuiert und das nun gewonnene Gasgemisch zeigte sich sehr sauerstoffreich. Es enthielt rund 31 %, also weit mehr Sauer-

nach Verweilen während 30 Sek. in der Atmosphäre (also bei nur einer Atm. Druck) sich mit Luft füllten, so daß bei darauffolgendem Eintauchen in Wasser kein Nachsaugen desselben statthatte. Worin diese gegensätzlichen Befunde ihren Grund haben, läßt sich vorderhand noch nicht sagen.

stoff als die Atmosphäre. Aus dieser Tatsache geht hervor, daß die verholzte Membran Gasdiffusion zeigt, da der Sauerstoff schneller als der Stickstoff hindurchtrat. Um Filtration konnte es sich in diesem absolut trockenen Holze nicht handeln, da die Luft unter diesen Umständen in unveränderter Zusammensetzung durch die Membran hindurchgetreten wäre. Ebenso war der Fall ausgeschlossen, daß etwa nur die Membran den Sauerstoff in sich verdichtet hätte. Unter diesen Umständen müßte eine Absorption unabhängig vom Zelllumen, also nur in den Zellgewebebestandteilen eintreten. Jedoch wird der Sauerstoff in sehr feinem Holzpulver nicht verdichtet. Die Verdichtung findet also sicher nicht in den Lamellen, sondern im Zelllumen statt (pag. 546, 547).

Wohl aber wird in hohem Maße Kohlensäure von der verholzten Membran gespeichert (l. c.).

Die Korkzellen. Vom Korkgewebe ist in bezug auf Filtration ein Rückschluß auf die einzelne Korkzelle gestattet. Da das ganze Gewebe keine Filtration zuläßt, muß dies notgedrungen bei der einzelnen Zelle ebenfalls statthaben. Die Zellwand läßt also keine Filtration zu.

Hinsichtlich der Diffusion zogen Wiesner und Molisch (1889, pag. 32) einen Rückschluß von ihren oben erwähnten Experimenten am Korkgewebe auf die Zellwand der einzelnen Korkzelle. Sie vergleichen diese mit einem Kautschukhäutchen, da die Korkzellwand ihrer Ansicht nach wie diese Gase absorbiere und Kohlensäure und Wasserstoff leichter als Sauerstoff und Stickstoff diffundieren lasse. Es ist jedoch nicht angängig, von dem Korkgewebe in dieser Weise direkt auf die Korkzellwand zu schließen, da nicht ohne weiteres ersichtlich ist, in welchem Teile des so kompliziert zusammengesetzten Korkgewebes die Gase wandern.

Auch Böhm (1883) macht diesen Fehlschluß, auf den ich jedoch weiter eingehen muß. Wie oben erwähnt, hatte er an einem Glasrohr, das einerseits durch ein Eichenkorkplättchen, andererseits durch Quecksilber verschlossen war, festgestellt, daß durch die Korkplatte die Gase verschieden schnell diffundieren. Die Diffusion schreitet fort bis zum Ausgleich des osmotischen Druckes zu beiden Seiten des Korkplättchens, bis zu welchem Moment die Pression in dem Gefäß wächst. Böhm (1883, pag. 550) schließt nun von diesem „zellähnlichen Gefäß" anf die einzelne Zelle wie folgt: Stirbt die Korkzelle ab, so findet Austrocknen statt. Der Zellinhalt sinkt zusammen und ein luftfreier Raum würde in der Zelle entstehen, wenn nicht die Gase in die Zelle diffundieren könnten. Am schnellsten würde Sauerstoff diffundieren, wodurch die Zellluft sauerstoffreicher als die atmosphärische Luft sein müßte. In der Tat hat Böhm an Luft, die er aus Kork ausgezogen hat, festgestellt, daß sie 6—12 % höheren Sauerstoffgehalt aufwies als die Atmosphäre. Auf pag. 526 gibt er an, daß der Sauerstoffgehalt zwischen 25—34 % variiert. Die Differenzen in der Gasmischung müssen sich aber allmählich ausgleichen, wodurch ein Überdruck in der Zelle entstehen müßte, der bestehen bliebe, falls die Zellwand keine Gasfiltration zuließe.

Diese Schlüsse aus den angegebenen Beobachtungen zu ziehen, erscheint nicht einwandfrei, da ja gar nicht erwiesen ist, daß die Diffusion wirklich durch die Korkzellmembran und das Lumen der Korkzellen hindurchging, oder vielleicht bloß durch die Primärmembran, was das Wahrscheinlichere ist.

Trotzdem erscheinen diese Verhältnisse durchaus als möglich, aber aus anderen Erwägungen heraus: Die Zellwände der jungen, noch lebenden Korkzellen, also sicher durchweg mit Wasser imbibierte Korkzellwände, müssen für Gase diosmotische Eigenschaften haben, was aus der Tatsache hervorgeht, daß die Atmung, also Aufnahme von Sauerstoff und Abgabe von Kohlensäure zur Aufrechterhaltung des Lebensprozesses der höheren Pflanzenzelle unbedingt erforderlich ist. Stirbt nun die Korkzelle, so schrumpft das Zytoplasma und macht den Gasen Platz, die nun bis zum völligen Austrocknen der Membran noch immer diosmotisch durch dieselbe hindurchwandern werden, und zwar nach Wiesner und Molisch (1889, pag. 33) in umso geringerem Maße, je geringer der Wassergehalt der Membran wird. Das Austrocknen wird nicht allzuschnell von statten gehen, einerseits wegen der darüberliegenden Korkschichten, die die Transpiration stark hemmen, andererseits wegen der darunter liegenden lebenden Zellschichten, von denen aus immer noch etwas Wasser nachgesaugt werden wird. Der weitere Verlauf würde dem oben angegebenen entsprechen, da nach Wiesner und Molisch (1889, pag. 24 ff.) der Sauerstoff schneller durch die imbibierte Membran wandert als der Stickstoff. So würde also ebenfalls ein hoher Sauerstoffgehalt der Zellluft und ein Überdruck entstehen. Da nun, wie oben angegeben, Gasfiltration ausgeschlossen ist, so würde

nach dem völligen Austrocknen der Zellwand dieser Überdruck bestehen bleiben können, der sicherlich der Korkzelle eine bedeutend größere Festigkeit zumal gegen Quetschung verleihen müßte, indem er analog dem Turgordruck wirken würde.

Dieser Überdruck wurde jedoch bis jetzt noch nicht erwiesen. Ich habe daher ein Experiment angestellt, nach dem ein geringer Überdruck allerdings sehr wahrscheinlich gemacht wird. Zu diesem Zwecke benutzte ich Kork von Quercus suber. Diesen legte ich in Alkohol von 40 % so lange, bis anzunehmen war, daß Alkohol und Kork übereinstimmend Lufttemperatur zeigten. Darauf wurde der Kork mit einem sehr zarten Messerchen oberflächlich geritzt. Sofort traten Gasblasen aus und zwar nicht nur während des Ritzens, sondern auch noch kurze Zeit danach, woraus hervorgeht, daß die Luft nicht etwa nur durch den Seitendruck der Messerklinge ausgepreßt worden war.

Die Möglichkeit bestand, daß die Adhäsion des verdünnten Alkohols an der Zellwand doch noch so groß war, daß er nach dem Anschneiden der Zelle in diese hineinstürzte und die Luft daraus verdrängte. Ich nahm daher zu einem zweiten Versuch Wasser, obgleich hier die Möglichkeit vorlag, daß sich die winzigen Blasen, die mit bloßen Augen kaum noch zu sehen sind, lösten und sich so der Beobachtung entzogen. Daher nahm ich zu dem Zweck Wasserleitungswasser, das bereits durch den Druck so mit Luft gesättigt ist, daß es Gasperlen beim Stehen ausscheidet. Ich ließ es kurze Zeit stehen, damit der Überschuß der Luft exhalierte und nicht etwa an den scharfen Kanten, die durch den Schnitt entstanden, Gasperlen ausgeschieden wurden, die zur Täuschung führen konnten. Auch unter diesen Bedingungen zeigte sich nach dem Schnitt der Strom von Luftbläschen, die allerdings noch winziger waren und mit der Lupe beobachtet wurden.

Zum Vergleich stellte ich entsprechende Versuche mit trockenem Holundermark an. Beim Schneiden unter Alkohol von 40 % waren die Verhältnisse jedoch schlecht zu beobachten, da dieser sich sogleich in die mächtigen Interzellularen ergoß und aus letzteren unter ständigem Strom die Luft austrieb. Ich wartete so lange, bis keine Gasblasen selbsttätig mehr austraten und machte vorsichtig unter Vermeidung von Druck unter ziehender Bewegung feine Schnitte, aus denen jedoch keine Spur von Luft austrat, weder während des Schnittes, noch kurz danach. Dasselbe konstatierte ich unter Wasser. Daraus geht hervor, daß der Druck durch die geringe Keilwirkung des Messers offenbar nicht die Ursache des Luftaustritts aus den Korkzellen allein gewesen sein konnte, sonst wäre auch aus dem Holundermark, dessen Zellen keinen Überdruck aufweisen, Luft ausgetreten. Sie vermag dies vermutlich deshalb nicht, weil ja durch den Seitendruck des Messers die Schnittfläche der Zellen verschlossen wird. Wird das Messer vorsichtig wieder entfernt, so hört auch der Druck auf und die Schnittflächen legen sich zusammen, ohne daß Luft aus der Wunde auszutreten braucht. Ist jedoch Überdruck in den Zellen vorhanden, so wird nach Entfernung des Messers die Luft sich ins Freie drängen und auch schon während des Schnittes wird vielleicht der Druck des Messers auf die Schnittfläche nicht mehr genügen, den Ausgleich des Überdruckes zu verhindern.

Dieselben Versuche wiederholte ich an Ulmus suberosa und zwar zunächst an der Borke. Diese enthält nur sehr schmale, etwa nur 0,2 mm dicke Korklagen, abwechselnd mit 2—3 mm dickem toten Rindengewebe. Letzteres verhält sich genau wie Holundermark, zeigt also unter Wasser nicht die geringste Spur austretender Blasen. Nur, wenn auf einer in radialer Richtung glatt geschnittenen Fläche die schmalen Korklamellen mit angeschnitten wurden, trat an den betreffenden Stellen die Erscheinung des Blasenaustrittes ein, jedoch unregelmäßig und undeutlich, jedenfalls infolge der geringen Mächtigkeit des Korkgewebes. Daher untersuchte ich weiter die mächtigen Korkflügel an den jüngeren Zweigen. Der betreffende Flügel war etwa 7—8 Jahre alt und bestand aus Kork und Phelloid. Wenngleich letzteres auch im Übergewicht war, so unterschied es sich doch eigentlich nicht vom Kork, da es größtenteils metakutisiert war und keine Interzellularen aufwies. Anatomisch waren diese Zellen gleich den echten Korkzellen und daher jedenfalls auch physiologisch, daher es zweifelhaft erscheint, ob man hier strenggenommen überhaupt von Phelloidzellen reden darf. Sämtliche Zellen waren lufterfüllt. Die Radialausdehnung des Korkflügels betrug 10,5 mm, die Dicke in tangentialer Richtung 2 mm. An diesem Gebilde war die Erscheinung des Blasenaustrittes beim vorsichtigen Anschneiden sehr auffällig zu beobachten.

Um auch noch die Druckwirkung des Messers zu vermeiden, machte ich die Beobachtung in der Weise, daß ich den Korkflügel, nachdem er von allen außen anhaftenden Luftblasen gesäubert war, unter möglichster Vermeidung von Druck unter Wasser zerbrach und die Zellen auf diese Weise öffnete. Im Moment des Brechens trat ein sehr auffälliger Schwall von kleinen Luftbläschen in Erscheinung.

Aus der Tatsache, daß in der Korkzelle ein stark abweichend zusammengesetztes, unter gelindem Druck stehendes Gasgemisch vorhanden ist, ohne daß diese Differenzen sich allmählich ausgleichen, geht deutlich genug hervor, daß die Korkzellwand in lufttrockenem Zustande Diffusion nicht zuläßt. Dies wird zunächst dadurch ermöglicht werden, daß die Kohlehydratlamellen als unverkorkte und meist unverholzte Lamellen nach den oben angegebenen Tatsachen keine Diffusion zulassen. Ferner ist es aber auch wahrscheinlich, daß die Suberinlamelle sich ebenso verhält, da nach v. Schmidt (1910; siehe oben) wenigstens das synthetische Suberin keinerlei Gaswanderung zuläßt. Nicht unmöglich wäre, daß auch der die Zellen auskleidende Belag toten Zytoplasmas dabei eine Rolle spielt.

Um die Möglichkeit der Diosmose durch die Korkzellwand hindurch zu ermitteln, handelt es sich zunächst darum, festzustellen, ob diese überhaupt durchweg mit Wasser imbibierbar ist. Für die Kohlehydratlamellen wird dies natürlich der Fall sein. Die Suberinlamelle dagegen besitzt nach Pfeffer (1897, pag. 60) eine auffallend geringe Quellbarkeit, woraus hervorgeht, daß sie, wenn überhaupt, doch nur minimale Mengen von Wasser aufzunehmen vermag. Wäre die Suberinlamelle der toten Korkzelle mit Wasser imbibierbar, so müßte dasselbe durch osmotischen Druck ungehindert durch das Korkgewebe zirkulieren können, wie dies in den noch lebenden Korkschichten, die also noch von Anfang an imbibierte Suberinlamellen besitzen, tatsächlich der Fall ist. Nach Pfeffer (1897, pag. 101) ist jedoch selbst bei einem osmotischen Druck von 70 Atm. mittelst Kalisalpeter nur sehr langsam und nur in ganz geringem Maße möglich, Wasser durch ein dünnes Kartoffelperiderm zu saugen. Diese minimalen Mengen Wasser werden auf Rechnung der Primärmembranen zu setzen sein, die der Imbibition natürlich zugänglich sein werden. Somit wäre Diosmose durch die Korkzellwand hindurch gleichfalls nicht möglich. — Korkstaub, also Membransubstanz der Korkzellen verdichtet nach Böhm (1883, pag. 546, 547) keinen Sauerstoff in sich, wohl aber Kohlensäure.

Die Primärmembran liegt zwischen den Suberinlamellen zweier benachbarter Korkzellen und bildet durch das ganze Korkgewebe hindurch einen kontinuierlichen Weg, der mit dem an das Korkgewebe angrenzenden Medium in Beziehung zu treten vermag und der aus verholzten Kohlehydraten besteht. Das Wasser, das vom Korkgewebe aufgenommen wird, würde nach den obigen Erörterungen nur von der Primärmembran aufgesogen, während die Suberinlamelle die Zelle selbst gegen dasselbe abschließt, und somit würde die Transpiration, die durch den Kork hindurch stattfindet, nur die Primärmembran als Weg benutzen können. Verholzte Membranen lassen Diosmose zu, und so ist die Beobachtung der Diosmose am benetzten Korkgewebe wohl mit dieser Erscheinung in der verholzten Primärmembran in Beziehung zu bringen.

Da die Korkzellwand keine Diffusion gestattet, bleibt wiederum nur die Primärmembran als Medium für diesen, am lufttrockenen Korkgewebe zu beobachtenden Vorgang übrig, da verholzte Lamellen Gasdiffusion zulassen.

Betrachtet man nun noch das Verhältnis der Primärmembran zur Filtration, so könnte man einwenden, daß das lufttrockene Korkgewebe dieselbe zulassen müsse, gleich den verholzten Membranen, die ja im lufttrockenen Zustande bei einseitiger Druckbelastung für Gase permeabel sind. Doch ist der Weg, den die Luft passieren muß, in den Primärmembranen ungleich viel enger und länger, als in der dünnen Membran der Tracheiden, so daß die Permeabilität für praktische Versuche sistiert sein wird, zumal die Gaswanderung schon in den lufttrockenen Holzmembranen nur sehr schwer und langsam von statten geht, wie aus den Versuchen von Claussen (1901) hervorgeht, in denen meist zwei Wochen bis zur Erzielung des Druckausgleiches erforderlich sind. Auch in bezug auf die Kohlensäurespeicherung des Korkpulvers kann man gewisse Rückschlüsse ziehen auf den Teil der Zellwand, in dem das Gas gespeichert wird. Wie oben bemerkt, lassen Zellulosemembranen keine Gasdiffusion zu, werden also keine Gase absorbieren und speichern. Infolgedessen kommen die verhältnismäßig massigen Kohlehydratlamellen

für die Erscheinung nicht in Frage. Die Suberinlamelle kommt aus den nämlichen Gründen nicht in Betracht. Hingegen kann man annehmen, daß die stark verholzte Primärmembran der Teil der Zellwand ist, der die geringen Mengen Kohlensäure speichert, da verholzte Membranen in bezug auf Kohlensäure dieses Vermögen haben, nicht aber in bezug auf Sauerstoff.

C u t i c u l a. Abgesehen davon, daß die Substanz der Cuticula nach Krömer (1903, pag. 6) vermutlich nicht identisch ist mit dem Suberin, liegen die Verhältnisse bei der Cuticula wieder ganz anders als bei der Suberinlamelle der Korkzelle. Ein Vergleich zwischen beiden und ein Rückschluß von der Epidermiszelle auf die Korkzelle bezüglich der in Frage stehenden Punkte ist nicht statthaft. Die Epidermis, deren Zellen die Cuticula aufliegt, ist eine lebende Gewebeschicht, deren Wände naturgemäß mit Wasser imbibiert sind, was auch für die Cuticula zutreffen wird (Pfeffer 1897, I, pag. 216 ff.). Würde man eine getötete und g e t r o c k n e t e Cuticula als Membran für Osmose benutzen, so würden noch immer kaum ähnliche Bedingungen gegeben sein, da die Suberinlamelle des Korkes anscheinend mit dem Alter eine zunehmende Polymerisation erfährt (v. Schmidt 1910). Abgesehen davon gehen bei der Tötung der Cuticula nach Pfeffer (1897, I, pag. 222) stoffliche Veränderungen in ihr vor sich, wodurch die Permeabilität derselben für Gase ebenfalls eine Veränderung erleidet. Diese Umwandlungen werden schwerlich denselben Weg gehen als bei der Suberinlamelle des Korkes, dessen Tod jedenfalls durch Reize, die aus dem Inneren des Organismus stammen, bedingt wird.

Physiologische Funktionen. K o r k. Der Kork ist durch seine Schwerdurchlässigkeit für Wasser befähigt, die darunter liegenden Pflanzenteile gegen Austrocknen zu schützen und ebenso Wassereinwirkung von außen zu verhindern, ohne dabei die Transpiration ganz zu unterbinden.

Die in den Zellen eingeschlossene Luft bewirkt eine Isolation gegen Temperaturschwankungen, so. daß ein zu schnelles Erwärmen oder Abkühlen des Pflanzenkörpers dadurch verhindert wird.

In dicker Schicht vermag der Kork sowohl durch die mechanische Festigkeit der Zellen, als auch durch die Spannung der Zellluft, als Schutzmittel gegen mechanische Angriffe auf den Pflanzenkörper zu wirken.

Ferner weist Kny (1889, pag. 289) nach, daß der Kork ein vortrefflicher Schutz gegen die Angriffe von Pilzen ist. Er stellt vergleichende Versuche an Kartoffelknollen an und zwar in der Weise, daß er geschälte Kartoffeln, gelagerte Kartoffeln mit normaler, kräftiger Peridermbildung und allseitig mit jungem Periderm versehene Kartoffeln in Leitungswasser legte, um sie den in diesem zahlreich vorhandenen Mikroorganismen auszusetzen. Die geschälten Kartoffeln zeigten bereits nach zwei Tagen einen schleimigen Überzug von Mycelfäden, während die Knollen mit altem Periderm diese äußerliche Mycelbildung nicht zuließen, vielmehr erst nach fünfzehn Tagen anfingen zu faulen. Die mit jungem Periderm bedeckten Knollen wiesen auch in dieser Zeit noch keine Spur von Fäulnis auf und zeigten also eine weit größere Resistenz gegen Fäulniserreger, als diejenigen mit altem Periderm. Kny nimmt an, daß diese Erscheinung darauf zurückgeführt werden muß, daß der Kork bei größerem Alter der Knollen unsichtbare Risse bekommt, die den Mikroorganismen als Angriffspforte dienen.

Beobachtungen von Renthy (1903, pag. 128) lassen deutlich ersehen, wie schwierig Bakterien durch den Kork hindurchzuwandern vermögen. Flaschenkork gestattete selbst bei direkter Berührung mit Kulturen nicht das Eindringen derselben in sorgfältig verschlossene Flaschen. Das Innere des Korkes erwies sich stets als völlig bakterienfrei. Korkabkochung wirkt nach Renthy auf manche Bakterien sogar tödlich ein. Gewisse spezifische Inhaltstoffe der Korkzellen (Betulin, v. Höhnel 1877, pag. 627) stellen ebenfalls ein gutes Schutzmittel gegen Epiphyten und Parasiten dar. Alles in allem scheinen die angeführten Tatsachen wahrscheinlich zu machen, daß das Korkgewebe als Schutzmittel in mancherlei Weise eine Rolle spielt.

Immerhin vermögen gewisse Schädlinge den Kork zu zerstören. So kommt es z. B. vor, daß die Raupe eines Kleinschmetterlings, der Korkmotte (Tinea clocella Hw.), Flaschenkork anbohrt (Neue deutsche Weinzeitung, 2. Jahrg., No. 4, pag. 13).

Die noch lebenden Korkzellen. Sie weisen normalen Parenchymzellen gegenüber in bezug auf ihre physiologischen Eigenschaften scheinbar keine Besonderheiten auf. Wasser müssen sie ungehindert hindurchpassieren lassen, da sich außerhalb liegende Kork- oder Parenchymzellen öfters lange am Leben erhalten können. Aus demselben Grunde ist es wahrscheinlich, daß Nährstoffe, also in Wasser gelöste Substanzen, durch die lebenden Korkgewebe hindurchwandern können. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die lebenden Korkzellen nach Schnee (1907, pag. 63) plasmolysierbar sind, also wenigstens die Zellwand für gewisse gelöste Stoffe (Kalisalpeter, Rohrzucker) durchlässig sein muß. Die Plasmolyse tritt um wenig später ein als bei Parenchymzellen. Daraus ergibt sich, daß die Suberinlamelle der lebenden Korkzelle für die Stoffwanderung kein wesentliches Hindernis bildet, sie höchstens ein wenig herabsetzt. — Diosmose der Gase muß ungehindert durch die lebenden Korkzellen hindurch stattfinden können, da zur Erhaltung des Lebensprozesses die Atmung durchaus erforderlich ist.

Infolge ihres Wassergehaltes sind sie befähigt, das zarte und jedenfalls gegen äußere Einflüsse sehr empfindliche Phellogen gegen Austrocknen zu schützen, und stellen so die äußerste lebende Zellschicht des Pflanzenkörpers dar, so daß nicht das Phellogen unmittelbar an totes Gewebe grenzt.

Die lebenden Korkzellen können nach Meyer u. Schmidt (1910, pag. 394) die Speicher- oder Produktionsorte von Alkaloiden sein. Auch artfremde Alkaloide werden in diesen Zellen gespeichert, wie von Meyer u. Schmidt (l. c.) an Knollen von Solanum tuberosum festgestellt wurde, das als Unterlage für ein Pfropfreis von Nicotiana tabacum gedient hatte, und so muß unter diesen Umständen ein kontinuierlicher Diffusionsstrom der artfremden Alkaloide durch das Parenchym zum lebenden Kork ziehen.

Das Phelloid. Es spielt hinsichtlich der Gaswanderung eine andere Rolle als der Kork, da es mit Interzellularen durchsetzt ist. Die geringen Feuchtigkeitsmengen, die zur Erreichung der Transpiration erforderlich sind, werden durch die verholzten oder unverholzten Zellwände wandern, sofern sie nicht in Gasform durch die Interzellularen strömen.

Infolge der Verschiedenheit im anatomischen Bau des Phelloids und des Korkes ist ersteres, sofern es sich um Trennungsphelloide handelt, nach v. Höhnel (1877, pag. 601) befähigt, die Lostrennung der Gewebelamellen zu begünstigen. Dies soll auf hygroskopischem Wege erfolgen, was glaubhaft erscheint, da das Phelloid in seinen, aus verholzten oder unverholzten Kohlehydraten bestehenden Zellwänden gleichmäßig Wasser aufzunehmen vermag, während die Wasseraufnahme des Korkes außerordentlich beschränkt ist. — Das Massenphelloid soll nach v. Höhnel (l. c.) den Kork „ersetzen". Dies vermöchte es jedoch nur insofern, als es gleich diesem ein Polster gegen mechanische Angriffe zu schaffen imstande wäre. Die erkennbaren physiologischen Funktionen des Phelloids wären demnach rein mechanischer Art.

Das Phellogen. Wie der anatomische Bau, so entsprechen auch die physiologische Funktion und wahrscheinlich auch die physiologischen Eigenschaften denen eines normalen Meristems.

Das Phelloderm. Auch das Phelloderm wird entsprechend seinem anatomischen Bau die physiologischen Eigenschaften von normalem Parenchymgewebe haben. Über die eventuellen physiologischen Funktionen weiß man jedoch nichts.

Vorkommen des Periderms.

Periderm findet sich ausschließlich bei den Phanerogamen. Zwar kommt bei den Farnen dem Kork ähnliches Gewebe vor, das jedoch nur aus metakutisierten Zellen besteht, wie dies Hannig (1898, pag. 24) bei dem „Pseudophelloid" an den fleischigen Stipeln der Marattiaceen und Baesecke (1908, pag. 54) angeben. Echtes Periderm fehlt nach Mager (1907, pag. 2) den Pteridophyten jedoch gänzlich. Gymnospermen und Dikotylen weisen nach de Bary (1877, pag. 115) fast sämtlich Periderm auf, sofern sie lange ausdauerndes, ausgiebiges Dickenwachstum besitzen, welchem die peripheren Gewebe nicht dauernd folgen können. Bei Monokotylen ist Peridermbildung wenig verbreitet

und kommt besonders bei einigen langlebigen Arten vor (Philodendron, Monstera usw.). Möller (1906, pag. 74) gibt an, daß die Monokotylen in ihrer oberirdischen Achse keine regelmäßige Peridermbildung aufweisen, wohl aber die unterirdische Achse recht häufig Periderm zeigt (viele Aroideen, Zingiber officinalis (pag. 73), Funkia Sieboldiana, pag. 74 usw.).

Periderm findet sich an Wurzeln und Achsen, und zwar sind in keinem Falle an ein und derselben Art fundamentale Unterschiede zwischen den Produkten der verschiedenen Organe festzustellen. Vielmehr sind Wurzel- und Achsenperiderm nach Roß (1890, pag. 65, 66) bei sehr vielen Arten bis in alle Einzelheiten übereinstimmend, bis auf den Ort der Entstehung.

Auch auf Blättern kommt nach Bachmann (1880, pag. 233) nicht selten Periderm vor, das mit den Wurzel- und Achsenperidermen im Prinzip übereinstimmt, jedoch in der Art seiner Entwickelung kein bestimmtes Verhältnis zu dem Wurzel- oder Achsenperiderm der jeweiligen Art aufweist. Das Blattperiderm, auch „Korkwucherung" genannt, kann sich am Blattstiel und den Blattnerven (Poulsen 1875; Bachmann 1880, Eucalyptus globulus, pag. 207), sowie an der Blattlamina bilden. In letzterem Falle kann es nach Bachmann (1880, pag. 233) auf der Unterseite der Lamina, oder auf deren Ober- und Unterseite zugleich auftreten, jedoch nie auf der Oberseite allein (Aeschynanthus splendens pag. 193, Ilex aquifolia pag. 209). Diejenigen Blätter, die auf der Blattlamina Periderm besitzen, können es nach Ansicht dieses Autors (pag. 192) fast ausnahmslos auch auf den Nerven und dem Blattstiel aufweisen. Blattperiderm kommt bei Gymnospermen und Angiospermen vor (pag. 192).

Niemals tritt nach meinen Beobachtungen Periderm auf an Pflanzenteilen, die Polyderm bilden. Wohl aber kann die oberirdische Achse Periderm besitzen, wenn nur unterirdische Achse und Wurzel polydermbildend sind (Rosa).

Zeitlebens, oder durch eine größere Anzahl von Wachstumsperioden, entbehren jeder Peridermbildung nach de Bary (1877, pag. 573) nur wenige dikotyle Holzgewächse, z. B. Viscum album, Ilexarten, die immergrünen Jasminen, Menispermum canadense usw. Bei Gymnospermen kommt dieser Zustand überhaupt nicht vor.

Nach de Bary (1877, pag. 574) wird das Periderm in den meisten Fällen in der laufenden Vegetationsperiode angelegt. Relativ wenige Stämme (Ilex, Sophora japonica usw.) legen das Periderm erst in der zweiten oder einer noch späteren Vegetationsperiode an. Es tritt auf nach vollendetem Längenwachstum, in unserem Klima durchschnittlich zwischen Ende Mai (Aesculus) und Ende Juli (Tilia), doch können nach Sanio (1860, pag. 41, 58) verspätete Triebe auch schon während des Längenwachstums Periderm bilden.

B) Das Wundperiderm.

Das Wundperiderm gleicht in seinen charakteristischen anatomischen und physiologischen Eigenschaften denen des normalen Periderms. Nach Küster (1903, pag. 186) fehlt dem Kork des Wundperiderms jedoch durchaus jede Differenzierung wie Zonenbildung, Lentizellen usw. Die Wände der Wundkorkzellen sind stets dünner als die der normalen Korkzellen und oft gefaltet.

Die Bildung des Wundperiderms wird nach Olufsen (1903, pag. 275) durch jede Verwundung hervorgerufen, die durch äußere Faktoren verursacht wurde und die dergestalt ist, daß Zellen zerdrückt oder getötet wurden, gleichviel ob die Wunde oberflächlich oder innerlich ist. Jedoch bildet sich Wundperiderm nicht allein durch gewaltsam erzeugte Wunden. Erkrankt z. B. eine Gewebepartie, so entwickelt sich an der Grenze des gesunden Gewebes Wundperiderm. Vom Organismus gewollte, innere Verwundungen, wie man sie z. B. bei der Bildung der endogen entstehenden Nebenwurzeln während des Durchbrechens der Rinde der Hauptwurzel durch Zerquetschen von Zellen vor sich hat, rufen nach Olufsen (1903, pag. 278) keine Wundperidermbildung hervor. Nach Massart (1898, pag. 29) entsteht auch gegen die Saugwurzeln eines in den Pflanzenkörper eindringenden Parasiten kein Wundperiderm. — Pflanzen,

die unter normalen Verhältnissen kein Periderm bilden können, vermögen nach Damm (1901, pag. 231) trotzdem Wundperiderm hervorzubringen (Viscum). Niemals weisen Pflanzenteile mit Polydermbildung Wundperiderm auf.

Nach Küster (1903, pag. 185) wird das Wundperiderm meist an allen Teilen der Wunde ausgebildet und es schließt mit seinen Rändern unmittelbar an das normale Hautgewebe, Epidermis oder Kork der verletzten Pflanze an, so daß das Wundperiderm einem Wundverschluß gleichkommt, der die nach dem Tode der verletzten oder erkrankten Zellen durch Zersetzung entstandene Infektionsgefahr wirksam zu beseitigen vermag, da nach Kny (1889, pag. 289) der Wundkork gleich dem jungen, normalen Kork ein vortrefflicher Schutz gegen die Angriffe von Pilzen ist. Das erkrankte oder getötete Gewebe wird durch das Wundperiderm zum Abschülfern gebracht. Im übrigen wird der Wundkork alle die physiologischen Funktionen des normalen Korkes vertreten können, da er eine diesem entsprechende Anatomie besitzt.

Das Wundperiderm entwickelt sich, wie das normale Periderm, aus einem Phellogen, das sich aus den im allgemeinen äußersten unverletzten Zellen differenziert. Doch kommen nach de Bary (1877, pag. 115) davon Ausnahmen vor, nämlich, daß das Phellogen in tiefere Zelllagen hinabsteigt. Olufsen (1903, pag. 282) beobachtet diese Verhältnisse an Kartoffelknollen genauer und stellt fest, daß die außerhalb der Korkinitialen liegenden Zellen tatsächlich lebende Zellen sind, die erst mit Ausbildung des Periderms absterben. Wie Olufsen feststellt (1903, pag. 283), liegt in solchen Fällen das Phellogen im Gefäßbündel der Wundfläche näher, als in Mark und Rinde.

Zur Bildung des Wundperiderms ist nach Küster (1903, pag. 187) Vorbedingung, daß wenigstens ein mäßiger Grad von Transpiration dem bloßgelegten Gewebe möglich gemacht wird. Daher bildet sich Wundperiderm nur an der Luft, nie im Wasser. Letztere Angabe bestreitet Olufsen (1903, pag. 299), da es ihm gelang, an Kartoffelknollen, die in fließendem Wasser lagen, nach zwei Monaten teilweise Wundperidermbildung zu erzielen. Ein Teil der Wundfläche zeigte jedoch nur Zellsprossung. Nach Tittmann (1897, pag. 126) wachsen im dampferfüllten Raum die obersten, unverletzten Zellen zu Schläuchen aus und bilden so über der Wundfläche erst einen Kallus, in dem sich dann das Phellogen differenziert. Tittmann arbeitete mit Stecklingen von Tilia alba, Viburnum opulus, Betula alba usw., deren Periderm er teilweise entfernte. Die Stecklinge wurden in nassem Sande mit einer Glasglocke bedeckt, so daß die Luft ständig feucht war. Allzu trockene Luft jedoch, durch die eine zu starke Transpiration ausgelöst wird, vermag nach Frank (1895, pag. 63) die Peridermbildung zu verhindern, zumal, wenn die Wundfläche im Verhältnis zum Pflanzenkörper sehr groß ist. In dem Fall tritt Vertrocknung des Gewebes ein. Demnach wirkt sowohl große Trockenheit als große Feuchtigkeit schädlich auf die Wundperidermbildung ein.

Nach Versuchen von Olufsen (1903, pag. 293) an Kartoffelknollen ergibt sich, daß die Wundperidermbildung schneller und stärker von statten geht, wenn die Wundflächen von Luft umspült werden, als wenn sie abgeschlossen sind. Der Wundkork wird demnach vom Zutritt freien Sauerstoffs begünstigt. Olufsen ging in der Weise vor, daß er Glasstäbe in Kartoffelknollen stieß und in einem Fall den Stab wieder herauszog, im anderen Fall denselben in der Wunde stecken ließ, wodurch die freie Luftzirkulation gehindert war, ohne daß dadurch die Lebenstätigkeit der Zellen unterbunden wurde. Bei völliger Sauerstoffentziehung tritt nach Kny (1889, pag. 160) am gleichen Material jedoch gar keine Wundperidermbildung ein. Die Vermutung Kny's, daß das Wachstum durch intramoleculare Atmung noch kurze Zeit anhalten würde, bestätigte sich also nicht.

Kny (1889, pag. 147) stellte an Kartoffelknollen weiter fest, daß die Temperatur auf die Wundkorkbildung einen, wenn auch geringen Einfluß ausübt. Die Bildung geht bei niederer Temperatur (+ 6,5°) ein wenig schneller vor sich, als in der Wärme (20°).

Nach Kny (1889, pag. 157; Kartoffelknollen) beginnen die ersten Zellteilungen des Phellogens im diffusen Tageslicht und unter Lichtabschluß gleichzeitig, und auch in ihrem Fortgang, sowie in der Verkorkung der Zellen tritt ein erheblicher Unterschied bei Lichtentziehung nicht hervor. Dies steht im Gegensatz zum normalen Periderm, dessen Entwickelung durch Licht angeregt wird. (Douliot 1889, pag. 395: „Le périderme est plus développé à la lumière qu'à l'ombre.")

Die Orientierung der Wundfläche im Raum, also die Lage zur Richtung der Schwerkraft, oder auf sie ausgeübter Druck bleibt nach Kny (1889, pag. 160; Kartoffelknollen) ohne Einfluß auf die Bildung des Wundperiderms.

Eine besondere Form von Peridermen kommt nach Jost (1890) an zerklüfteten Rhizomen und Wurzeln vor (Gentiana cruciata, pag. 458, Corydalis nobilis, pag. 473, Salvinia pratensis, pag. 501 usw.). Wie schon A. Meyer (1881, pag. 185) für Aconitum napellus angibt, geht mit der Zerklüftung Peridermbildung Hand in Hand. Da das die Zerklüftung hervorrufende Absterben der Gewebe jedoch nach Jost (l. c.) auch vielfach eintritt, ohne daß Peridermbildung vorausgegangen ist, so schließt dieser Autor, daß die Periderme nicht die Ursache, sondern die Folge des Absterbens der Gewebe sind und das Absterben auf inneren Ursachen beruht. Aus diesem Grunde glaube ich die genannten Periderme unter die Wundperiderme rechnen zu dürfen, wenngleich man es bei der Zerklüftung nicht mit einer pathologischen Erscheinung zu tun haben wird. Ich werde den Vorgang kurz beschreiben: Nach Jost (1890, pag. 458) treten im Rhizom von Gentiana cruciata kreisförmige Periderme sowohl in der Außenrinde als im Mark auf, wodurch letzteres herausgeschnitten wird. Beide Periderme kommunizieren späterhin allenthalben, und durch Verwesung der so ausgeschalteten Gewebemassen entstehen Löcher im Rhizom. So werden gewisse Gewebepartien: Mark, Rinde, die Blatt- und Leitbündelspuren abgefallener Blätter und späterhin sekundäres Holz und sekundäre Rinde entfernt, wodurch eine weitgehende Zerklüftung des Rhizoms bewirkt wird und nur die funktionsfähigen Leitbündel stehen bleiben. Diese sind mit Periderm umgeben, das fortgesetzt die alten Tracheen und Siebröhren abstößt. Das Korkgewebe ist hier, wie nach A. Meyer (1881, pag. 187) auch bei Sedum, mehrschichtig. Bei den analogen Erscheinungen im Rhizom von Aconitum napellus tritt an den Leitbündeln Borkenbildung durch konzentrisch gelegene Periderme auf, die nach A. Meyer (1881, pag. 185), ebenso wie auch bei Salvinia pratensis (Jost, 1890, pag. 501), Phelloderm und nur einschichtigen Kork erzeugen, indem die äußerste Zellschicht des nach A. Meyer (1883, Gentiana lutea, pag. 564) zentripetal entstandenen Meristems verkorkt. Die Zerklüftung der Wurzeln erfolgt auf ähnliche Weise.

C) Anhang.

Der Kork von Coffea arabica und Rogiera speciosa.

Über den Entstehungsort des Periderms von Coffea arabica gibt Douliot (1889, pag. 384) an, daß es in der Zylinderendodermis seinen Ursprung habe. In der Achse, die Douliot wohl untersuchte, findet sich jedoch überhaupt keine Endodermis. Das Periderm entsteht in einer Zellschicht, die nahe außerhalb des unterbrochenen Sklerenchymringes liegt. In der Wurzel wird zum Phellogen die Zellschicht, die der Wurzelendodermis innen anliegt. Das Periderm (Taf. I; Fig. 1) besteht aus abwechselnden Schichten Phelloid (Ph) und Kork (K) und zwar ist ersteres zwei bis vier Zelllagen dick, letzterer ist meist einreihig. Jede Gewebelamelle, bestehend aus je einer Phelloid- und Korkschicht, stellt ein gesondertes Periderm dar, das genetisch mit dem nächst älteren (Ph′) nicht zusammenhängt, also aus der nächstinneren Zellreihe entstanden ist. Daher treffen die Radialwände der einzelnen Gewebelamellen nicht aufeinander. Die einzelnen Periderme entstehen zentrifugal, und die äußerste Zellreihe wird zum Kork.

Die Korkzellen zeigen im Bau eine auffallende Eigentümlichkeit, die von den bisher bekannten Erscheinungen im Kork abweicht. Die Primärmembran ist im äußeren Drittel der Radialwand sekundärer Korkzellen leistenförmig stark verdickt (a). Die Leiste läuft in tangentialer Richtung rings um die Zelle herum, so daß diese Φ-zellenartiges Aussehen haben. Die Verdickung ist nicht gleichstark rings um die Zelle, wie dies bei den Φ-Zellen der Fall ist, sondern sie schwillt an einer Stelle stark an, während sie an anderer Stelle fast ganz oder vollständig verschwindet, so daß die Erscheinung im Tangentialschnitt wulstig und höckerig ist (Taf. I; Fig. 2). Der Wulst ist leicht kutinisiert und stark lichtbrechend. Die

verholzte Primärmembran stellt sich nach Färbung mit Phloroglucinsalzsäure als feine Lamelle dar, die mitten hindurchläuft (b). Die Suberinlamelle zieht sich über die Leiste hinweg (c). Tertiärauflagerungen sind nur an der Ausenseite vorhanden und sind ebenfalls leicht kutinisiert (d). Es ist daher schwer, mit Sicherheit zu konstatieren, daß die Suberinlamelle in der Tat dem Wulst aufliegt, und nicht umgekehrt dieser nur aus Tertiärauflagerungen besteht, da durch die starke Lichtbrechung des Wulstes die Verhältnisse noch mehr verwischt werden, als sie es bereits durch die Kutinisierung des Wulstes und der Tertiärauflagerungen sind, wodurch diese gleiche Reaktion wie die Suberinlamelle geben. Doch geht die Lage letzterer unzweideutig aus Verletzungen der Lamelle hervor, die ich beim Präpärieren mitunter beobachtete (Taf. I; Fig. 1, e). Die Suberinlamelle reißt gelegentlich an der Stelle, an der sie unter die Tertiärauflagerungen tritt, durch und rollt sich von der ganzen Verdickung in einem Bogen nach innen ab, bis zu dem Punkt, an dem die Zellwand wieder ihre normale Dicke bekommt. Die Verdickung liegt dann frei von der Lamelle da.

Hieraus geht weiter hervor, daß die Suberinlamelle nicht in unlösbarem Verbande mit dem Wulst steht, während ich nie beobachtete, daß sie sich von der übrigen Radialwand abhob. An der äußeren Tangentialwand ist sie, solange sich die Zellen im Sekundärstadium befinden, ebenfalls gelegentlich abgehoben. Die Verdickungen sind nicht in allen Zellen und allen Korkschichten gleich stark ausgeprägt und fehlen oft streckenweise ganz. Diese Zellen nun, die frei davon sind, zeigen eine keilförmig nach außen zunehmende Verdickung der Primärmembran (Taf. I; Fig. 3, a). Der Keil nimmt etwa das äußere Viertel der Radialwand ein und ist gleich der Φ-zellartigen Verdickung kutinisiert und im Inneren verholzt. Auch Mitteldinge zwischen keilförmiger und wulstförmiger Verdickung kommen vor, bei der der Keil in eine leichte wulstige Verdickung ausläuft, die an der Stelle der Φ-zellenartigen Verdickung liegt. Dies ist das einzige Bild, das einem Entwicklungsstadium der Verdickung entsprechen könnte. Doch müßte sich dann der Wulst unter der Suberinlamelle bilden und diese auftreiben, was jedoch kaum anzunehmen ist, da ich keine Zunahme der Häufigkeit der Verdickung mit dem Alter der lebenden Zellen feststellen konnte. Hingegen habe ich aber auch im Primärstadium die wulstige Verdickung nie gefunden, so daß man wohl annehmen muß, daß sie unmittelbar vor Eintreten des Sekundärstadiums, also fast gleichzeitig mit der Suberinlamelle entsteht. Welche Bedingungen die Wulstbildung auslösen könnte, vermochte ich nicht festzustellen, da keinerlei Regelmäßigkeit im Auftreten derselben zu konstatieren ist. Man kann nicht selten Korkzellreihen sehen, die nur die keilförmige Verdickung besitzen und unter diesen jüngere Zellreihen, die die Wulstbildung häufig und umfangreich zeigen.

Die angegebenen Verhältnisse ermöglichen eine eigentümliche Art der Lostrennung der Gewebelamellen (Taf. I; Fig. 3). Während die Zerreißung des Korkes sonst meist in der Zelle selbst stattfindet, geschieht dies bei Coffea in der Weise, daß das Phelloid mit samt der Primärmembran der nächstinneren Korkzellreihe sich loslöst, so daß die Suberinlamelle freiliegt (b). Hierbei wird ein Teil der Primärmembran der Radialwand der Korkzelle mit herausgerissen (c), und zwar die keilförmige Verdickung der Zellen, die keine Φ-zellenartige Verdickung aufweisen. Aber auch aus den letzteren kann, wenn auch sehr selten, ein ebensolches keilförmiges Stück mit herausgerissen werden, so daß rechts und links zwei backenartige Stücke (d) stehen bleiben, zwischen denen ein keilförmiger Spalt klafft. Daraus geht hervor, daß der Zapfen immer vorhanden ist und daß die wulstförmige Verdickung erst wieder aus beiderseits auf den spitzen Teil des Keils aufgelagerten Backen gebildet wird. Der Keil scheint zwischen den Backen fester verankert zu sein, als da, wo diese nicht vorhanden sind.

Alle diese Verhältnisse sind nur in dem Wurzelperiderm klar zu erkennen, während sie im Achsenperiderm viel undeutlicher sind. Der Wulst ist hier, wenn überhaupt, nur sehr gering ausgebildet, so daß er nur durch seine leichte Wellung auffällt, die durch die ungleichförmige Dicke desselben hervorgerufen wird. Dieser Umstand hat jedenfalls Douliot (1889) dazu verleitet, darin einen Caspary'schen Streifen (assise plissée, pag. 384) zu erblicken, der jedoch mit den angegebenen Verhältnissen offenbar durchaus nichts zu tun hat. Auch auf der Zeichnung (pag. 384) sind fälschlich Caspary'sche Streifen angedeutet.

In derselben Weise läßt sich Douliot (1889, pag. 383, Fig. 61) über Rogiera cordata fälschlich aus.

In Rogiera speciosa fand ich die Verhältnisse im Prinzip ähnlich wie bei Coffea. Doch wird hier kein reines Phelloid gebildet, sondern alle Zellen legen im allgemeinen Suberinlamellen an, oder doch nur wenige bleiben ohne dieselbe. Interzellularen sind nicht vorhanden. Das Periderm wird in der Achse in der ersten bis dritten Zellschicht unter der Epidermis im Collenchym angelegt und entwickelt sich durchschnittlich bis fünf Zellen Dicke, worauf sich innen anschließend ein neues bildet. Auch in diesem Periderm fand ich, jedoch noch seltener als bei Coffea, und nur in der Achse, die charakteristische wulstförmige Verdickung der Radialwand, und zwar stets nur, wie bei Coffea, in der äußersten Zellschicht des Korkes, also derjenigen Schicht, deren Zellen an ihrer Außenseite durch die unveränderte Hälfte der ursprünglichen Initialzelle gebildet werden.

Man kann an diesem Material beobachten (Taf. I; Fig. 4), daß der Verdickungswulst da, wo er angelegt wird, bereits im Primärstadium entsteht, und zwar bedeckt er die Kante der äußeren, unveränderten Hälfte der ursprünglichen Initialzelle (d). Er ist im Primärstadium nicht kutinisiert und die Primärmembran nicht verholzt. Man kann wohl mit Recht annehmen, daß sich dieselben Tatsachen bei Coffea nur der Beobachtung entziehen.

Demnach würde sich der Entwickelungsgang der angegebenen Erscheinungen folgendermaßen gestalten (Taf. I; Fig. 4): Die Initialzelle, eine Collenchymzelle, streckt ihre Radialwände in einer schmalen tangential verlaufenden Zone und legt eine Tangentialwand an (a). Die innere der so entstandenen Zellen (b) teilt sich als Phellogenzelle zentripetal weiter. Die äußere wird zur primären Korkzelle (c). Diese vergrößert sich etwas in radialer Richtung, indem der junge, innere Teil derselben weiter wächst. So ist eine Zelle gebildet, die außen den Charakter einer kollenchymatischen Zelle, innen Primärcharakter trägt. Die innere Kante des kollenchymatischen Teils legt zu beiden Seiten halbrunde Backen aus Kohlehydrat auf, die den Ringwulst bilden (d). Inzwischen verstärkt sich der innere Teil der Zelle noch weiter und letztere tritt in das Sekundärstadium ein, indem die Suberinlamelle ringsum die Zelle auslegt, also auch den Ringwulst überkleidet (e). Dieser wächst nun nicht mehr, sondern behält seine bis dahin erhaltene Gestalt und Dimension, die sehr verschiedenen Grad erreichen kann, bei. Gleichzeitig kutinisieren die Backen mitsamt dem Stück der alten Radialwand der ehemaligen Initialzelle und in der ganzen Radialwand verholzt die Primärmembran. Bei Coffea, nicht aber bei Rogiera, wird dann noch an der Außenwand eine Tertiärschicht aufgelagert, und die Zellen bleiben nun noch geraume Zeit am Leben. Wird kein Ringwulst angelegt, so legt die Suberinlamelle sich direkt auf die alten Radialwände der ehemaligen Initialzelle, die dicker sind als der innere junge Teil der Wand, wodurch die Radialwand die keilförmige Verdickung nach außen aufweist, die ebenfalls kutinisiert. Der ganze alte Teil der Zellwand wird beim Lostrennen der außen liegenden Gewebepartien, resp. der älteren Periderme bis auf die Suberinlamelle abgerissen, wobei der keilförmige Teil zwischen denselben herausgezogen wird.

II. Teil.

Wurzel-, Zylinder- und Leitbündel-Endodermis.

Unter einer Endodermis versteht man nach A. Meyer (1907, pag. 51) eine stets einschichtige, physiologische Scheide, die zur Abgrenzung bestimmter Gewebemassen voneinander dient und aus typischen Endodermzellen zusammengesetzt ist. Das Hauptcharakteristikum der Endodermis ist der Caspary'sche Streifen. Die Endodermis kann sich bei den Dicotylen darstellen als Wurzel-Endodermis, Zylinder-Endodermis, Leitbündel-Endodermis und als Bestandteil des „Polyderms", eines Gewebes, das weiter unten spezielle Besprechung erfahren soll. Die Wurzelendodermis der Dicotylen hat bei Krömer (1903) eine fast erschöpfende Behandlung gefunden, so daß ich nur relativ wenige ergänzende Tatsachen nachzutragen habe. Da jedoch bislang die Zylinderendodermis und die Leitbündelendodermis noch keine eingehende Würdigung gefunden haben, so will ich zumal die Beobachtungen mitteilen, die ich neben meiner Hauptarbeit an diesen Geweben gemacht habe. Leitbündelendodermen wie Zylinderendodermen gleichen im Prinzip gänzlich den Wurzelendodermen. Außer einigen ontogenetischen Besonderheiten der Zylinderendodermis habe ich keine einschneidenden Unterschiede im Bau der Scheiden nachweisen können, und ich verweise daher vornehmlich auf die Arbeit von Krömer (1903). Ich kann alle drei Scheiden infolgedessen der Einfachheit halber zusammen behandeln.

Die Endodermzelle.

Die Endodermzelle weist bekanntlich in ihrer Entwickelung einen Embryonalzustand, Primär-, Sekundär- und Tertiär-Zustand auf. Im Embryonalzustand zeigen die Zellen durchaus den Charakter von Meristemzellen.

Der Primärzustand ist charakterisiert durch den Caspary'schen Streifen. Dieser ist bekanntlich vielfach wellig verunebnet. Über die Natur und Herkunft dieser Wellen sind eingehende Untersuchungen von Rimbach (1893) angestellt. Nach seinem Befund (pag. 190) ist der Caspary'sche Streifen außer in der Wurzelendodermis in der unverletzten Pflanze nicht gewellt, sondern die Wellen entstehen hier erst nachträglich durch Aufheben des Turgors und damit verbundener Spannungsänderung der Wand. In der Wurzel hingegen sind die Wellungen des Caspary'schen Streifens nach Rimbach bereits in der lebenden Zelle, also vor der Präparation vorhanden. Sie fehlen nur in der Wurzelendodermis der Gramineen, Palmen und Bromeliaceen, wo sie jedoch bei der Präparation auch hervorgerufen werden (pag. 106). Die in der lebenden Wurzelendodermis vorhandenen Wellungen stellen sich dar als mehr oder minder regelmäßige Falten, die entstanden sind durch die Wurzelkontraktion, was aus den folgenden Tatsachen hervorgeht: Der Grad der Wellung ist nach Rimbach (pag. 105) nicht in allen Teilen der Wurzel gleich. „Bei vielen Pflanzen ist die Wellung im basalen Teil der Wurzel sehr stark, nimmt von da nach der Wurzelspitze ab und zeigt sich im Endteil der Wurzel nur ganz schwach, oder fehlt hier auch gänzlich, so daß in diesem Falle die radialen Längswände einfach gradlinig sind." So besitzt die Wurzelendodermis von Phaedranassa chloracea in ein bis drei Zentimeter Abstand von der

Wurzelbasis auf das Millimeter durchschnittlich 264 Wellen von bis 1/300 Millimeter Höhe, während in 10—12 cm Abstand von der Basis auf das Millimeter nur 168 Wellen von bis 1/400 Millimeter Höhe kommen. So steht die Wellenlänge im umgekehrten Verhältnis zur Wellenhöhe. Die Querwände besitzen nach Rimbach (1893, pag. 106) nur dann Wellungen des Caspary'schen Streifens, wenn sie in schiefem Winkel zur Längsachse stehen, und die Wellung ist um so stärker, je mehr die Querwand zur Achse geneigt ist. Solche Wände, die in rechtem Winkel zur Längsachse stehen, zeigen keine Wellung.

Die Reaktion des Caspary'schen Streifens ist nach Krömer (1903, pag. 94) diejenige, die man gewöhnlich als Holzreaktion bezeichnet. An Reagentien zur Sichtbarmachung des Caspary'schen Streifens, die bei Krömer (1903, pag. 91) zusammengestellt sind, kamen auch für diese Arbeit hauptsächlich in Betracht: Phloroglucin-Salzsäure, konzentrierte Schwefelsäure, Chromsäure, Chlorzinkjod und Eau de Javelle als Aufhellungsmittel, ferner Methylenblau-Glycerin, das von Rumpf (1904, pag. 21) angegeben ist. Die vorstehenden Reagentien rufen fast ausnahmslos im Caspary'schen Streifen aller Endodermzellen die ihnen entsprechende Reaktion hervor. Sie versagen jedoch nach meinen Beobachtungen in bezug auf Farbreaktion völlig bei einigen Myrtaceen (Melaleuca ericifolia, Eugenia Ugni, Myrtus communis, Leptospermum laevigatum). Es ist hier in der Wurzelendodermis unmöglich, nach Vorbehandlung mit Eau de Javelle mittelst Phloroglucin-Salzsäure, Chlorzinkjod oder Methylenblau-Glycerin einen distinkten Primärzustand zwischen dem embryonalen und sekundären festzustellen, da sich kein Caspary'scher Streifen durch Färbung ermitteln läßt. Man könnte in diesem Falle einen Primärzustand leugnen, wenn nicht kurz vor dem Eintritt des sekundären eine Wellung und stärkere Lichtbrechung in den Radialwänden der Zellen sich einstellten, die denselben das Ansehen nicht mit Reagentien behandelter Primärendodermzellen gäben. Da nun auch in dem Sekundärzustand eine Färbung des Streifens nicht durchzuführen ist, so kann man der Ansicht sein, daß der charakteristische, die Färbung auslösende Stoff vielleicht bei der Präparation verloren geht. Diese Anschauung wird gestützt durch eine Beobachtung, die ich bei Leptospermum laevigatum machte. Da hier die Holzreaktion der Tracheen durch eine auch noch so geringe Vorbehandlung mit Eau de Javelle ausbleibt, konnte ich auf analoge Verhältnisse des Caspary'schen Streifens schließen. Wenngleich diese diffizilen Verhältnisse ohne diese Vorbehandlung äußerst schwierig zu eruieren sind, konnte ich doch einigemale mittels Phloroglucin-Salzsäure eine geringe und undeutliche Färbung an der Stelle des Caspary'schen Streifens, der im inneren Drittel der Radialwand liegt, wahrnehmen. Diese Färbung schwand jedoch ziemlich schnell, so daß es den Anschein hat, daß der aktive Stoff auch in diesem Reagens sich löst. Bei Myrtus communis kann man im Sekundärzustand schon eher eine lichte rote Färbung der Radialwand erzielen, wenn man Eau de Javelle-Behandlung vermeidet. Doch tritt diese Färbung auf der ganzen Wand ein und nicht nur im Caspary'schen Streifen, der auch hier im inneren Drittel der Wand liegt. Demnach scheint hier die Radialwand im allgemeinen zu verholzen, so daß man dadurch keine genaueren Aufschlüsse über die Reaktion des Streifens erhält.

Da sich frisches wie Alkoholmaterial gleich verhält, so könnte man der Ansicht sein, daß der die Reaktion verursachende Stoff vielleicht schon mit dem Tode der Zelle (der bei der Zartheit der erforderlichen Schnitte naturgemäß eintreten muß) in das umgebende Medium tritt, wenn nicht an derselben Endodermis wiederum die gegenteilige Beobachtung zu machen wäre: Die Wurzelendodermis ist im allgemeinen völlig geschlossen. Sehr selten findet sich zwischen den sekundären Zellen eine primäre Durchlaßzelle vor. Bei sehr großer Ausdauer kann man nun den Fall finden, daß zwei dieser Zellen unmittelbar nebeneinander liegen, so daß man die Radialwände zweier abnorm lange im Primärzustand verharrender Endodermzellen vor sich hat. An dieser Stelle nun kann man den Caspary'schen Streifen in normaler Weise sichtbar machen, ohne daß die Färbbarkeit durch Eau de Javelle vernichtet wird oder allmählich zurückgeht. Im Gegenteil stellt sich der Streifen hier mittels Phloroglucin-Salzsäure, Chlorzinkjod oder Methylenblauglycerin mit besonderer Prägnanz dar. Nach Behandlung mit Chromsäurelösung oder konzentrierter Schwefelsäure (ohne Vorbehandlung mit Eau de Javelle) bleibt nach Verschwinden der Kohlehydrate der Tangentialverband zwischen allen Sekundärzellen an der Stelle des Caspary'schen Streifens bestehen, während die Radialwände an den von diesem freibleibenden Stellen sich voneinander

trennen. Auch durch Druck auf das Deckglas findet keine Trennung der Zellen statt. Daher ist nicht angängig, anzunehmen, daß der Caspary'sche Streifen etwa im Sekundärstadium fehle. In den angegebenen Pflanzen erhalten demnach die Caspary'schen Streifen offenbar zweierlei verschiedene Ausbildung, je nachdem sie im Kontakt mit Suberinlamellen sich befinden oder dauernd frei davon bleiben. Mager (1907, pag. 50) machte ebenfalls schon Beobachtungen über auffallend geringe Färbbarkeit des Caspary'schen Streifens in der Achse von Isoetes. Phloroglucin-Salzsäure und Chlorzinkjod färbten gar nicht, und Methylenblau nur sehr schwach. Er glaubte (pag. 51), daß die charakteristische Veränderung der Membranpartie des Caspary'schen Streifens hier weniger durchgeführt sei als sonst.

Der Sekundärzustand ist durch eine Suberinlamelle charakterisiert. Diese kann verschiedenartige Ausbildung erlangen. In vollkommenster Weise kleidet sie kontinuierlich ringsherum die ganze Zellwand aus, wie dies nach Krömer (1903) und Plaut (1910) bei allen untersuchten Angiospermen und Gymnospermen der Fall ist und was auch für viele Pteridophyten zutrifft. Bei einigen Farnen jedoch fand Rumpf (1904, pag. 26) eine beträchtliche Abweichung in der Ausbildung der Suberinlamelle. Sie ist hier, z. B. bei Struthiopteris germanica (pag. 26), nur an der Tangentialinnenwand der Endodermzellen vorhanden und grenzt mit ihren Rändern an den Caspary'schen Streifen an oder steigt an diesem noch bis zur Mitte empor, was jedoch selten ist (l. c., Fig. 54).

Ich fand bei einigen Dicotylen-Gattungen noch eine weitere eigenartige Form der Suberinlamelle, die sich dadurch charakterisiert, daß die Suberinlamelle nicht kontinuierlich die ganze Zelle auskleidet, sondern den Caspary'schen Streifen fast ganz oder teilweise ausspart. Ich will diese Erscheinung zunächst an der Wurzelendodermis von Rosa microphylla klarlegen (vergl. Taf. II; Fig. 9). Färbt man diese Endodermis mit Sudanglycerin, so zeigt sich in der Aufsicht auf der roten Lamelle ein farbloses Band (b), das sich etwas geschlängelt tangential über die Zellwand erstreckt. Dieselbe Erscheinung hat man bei Anwendung von Chlorzinkjod, jedoch schwach gelblich auf braunem Grunde. Bei der Betrachtung des Querschnittes einer Radialwand (a) kann man deutlich erkennen, daß die Suberinlamelle (c), von außen her verfolgt, kurz vor der Mitte der Wand scharf absetzt und nach Freilassung eines Stückes von etwa $^1/_{10}$ der Zellendicke nach innen ebenso scharf wieder erscheint. Das nicht oder nur schwach gefärbte Band (b) entsteht also offenbar dadurch, daß die Suberinlamelle aus einem inneren und einem äußeren Teil besteht, die zwischen sich einen Schlitz offen lassen, der naturgemäß keine Suberinfärbung zeigt. Die freie Stelle hat ein etwas geringeres Lichtbrechungsvermögen als die Suberinlamelle, so daß sie in der Aufsicht je nach der Einstellung hell oder dunkel zur übrigen Wandfläche erscheint. Der Schlitz liegt in der Mitte der Zellwand, und aus dem Vergleich mit den Primärzellen erhellt, daß er über dem Caspary'schen Streifen freigelassen ist, jedoch nicht in der vollen Breite desselben, da dieser etwa $^1/_4$ der Radialwand einnimmt. Läßt man konzentrierte Schwefelsäure nach Vorbehandlung mit Eau de Javelle einwirken, so ist folgender Vorgang zu erkennen: Zunächst löst sich die Zellulose, die Mittellamelle bis zum Caspary'schen Streifen verschwindet. Darauf löst sich der freiliegende Teil des Caspary'schen Streifens, und die beiden Teilstücke der Suberinlamelle weichen auseinander und sind frei zueinander verschiebbar. In tangentialer Richtung hingegen sind die Teilstücke benachbarter Suberinlamellen noch an ihren Rändern durch den Teil des Caspary'schen Streifens, den sie bedecken, fest verbunden zu Ketten. Diese zerfallen jedoch nach einiger Zeit, durch Auflösung des letzten Restes des Caspary'schen Streifens, in ihre Glieder. Hieraus ist wiederum ersichtlich, daß der Caspary'sche Streifen in der Tat frei von Suberin ist und nicht etwa eine dünne Lamelle, die sich der direkten Beobachtung entziehen könnte, sich noch darüber spannt. Wäre dies der Fall, so würden die Suberinlamellen benachbarter Zellen sicherlich eher auseinander weichen als die Teilstücke, da das Suberin viel schwerer angegriffen wird als der Caspary'sche Streifen. Dagegen beginnt das Auseinanderweichen bereits, wenn in andern Teilen des Schnittes noch nicht einmal die Zellulose gelöst ist. Ferner ist zu ersehen, daß die Teilstücke der Suberinlamellen mit ihren Rändern beiderseits mit den Rändern des Caspary'schen Streifens fest verbunden sind. Dadurch wird die Lösung des bedeckten Teiles des Streifens durch Verringerung der Angriffsfläche des Reagenses verzögert.

Die Zylinderendodermis der unterirdischen Ausläufer von Rosa spinosissima hat Zellen mit allseitig geschlossener Suberinlamelle, während die der Wurzelendodermis die geschlitzte Suberinauflagerung zeigen.

Dasselbe gilt von Potentilla fruticosa. Während hier der Caspary'sche Streifen das ganze mittlere Drittel der Wand einnimmt, ist doch der Schlitz der Suberinlamelle nur sehr schmal, so daß er wenig auffällt.

Bei Potentilla argyrophylla sind sowohl Zylinder- als Wurzelendodermis mit dieser eigenartigen Suberinlamelle versehen.

Dies trifft auch zu für die Wurzelendodermis von Rubus Idaeus. Der Caspary'sche Streifen und daher auch der Schlitz in der Suberinlamelle liegen hier nicht genau in der Mitte der Zellwand, sondern etwas nach der inneren Tangentialwand zu. Der Streifen nimmt etwa $^1/_5$ der Wandbreite ein, und der Schlitz in der Suberinlamelle ist so außerordentlich schmal, daß er leicht übersehen wird. Mit Sicherheit vermag man ihn nur mittels Chromsäure oder Schwefelsäure festzustellen.

Ein ganz anderes Bild weist die Suberinlamelle der Wurzelendodermis von Rubus reflexus auf (vergl. Taf. II; Fig. 8 und Fig. 7). Auch hier wird der Caspary'sche Streifen nur partiell bedeckt von der Suberinlamelle. Doch tritt hier bei der oben angeführten Betrachtungsweise nicht ein einheitlicher Schlitz in der Lamelle in Erscheinung, sondern es laufen von einem Teilstück der Lamelle zum andern Brücken von Suberin (a), so daß dadurch über dem Caspary'schen Streifen in tangentialer Richtung gestreckte, ovale Löcher (b) in der Suberinlamelle gebildet sind, die perlschnurartig hintereinander liegen. Bei der Betrachtung des Querschnittes einer Radialwand erscheint die Suberinlamelle daher einmal geschlossen (c) und dann wieder unterbrochen (d), je nachdem man eine Brücke oder ein Loch eingestellt hat. An den unterbrochenen Stellen (d) kann man wahrnehmen, daß hier die ganze Radialwand dünner ist und zwar nicht nur um die Dicke der Suberinlamelle, sondern auch der Caspary'sche Streifen scheint eine Spur dünner zu sein. Es handelt sich hier vielleicht um eine Aussparung von Tüpfeln im Caspary'schen Streifen durch die Suberinlamelle. Läßt man auf die Zelle Chromsäure oder konzentrierte Schwefelsäure einwirken, so tritt naturgemäß kein Auseinanderweichen in radialer Richtung ein, da die beiden Teillamellen ja fest verbunden sind. Der ganze so frei bleibende Teil des Caspary'schen Streifens ist außerordentlich schmal und liegt mit diesem etwa zwischen dem inneren und mittleren Drittel der Radialwand.

Während die eben besprochenen Formen der geschlitzten und durchlöcherten Suberinauflagerung in dem Individuum konstant waren, ist in der Zylinderendodermis der unterirdischen Achse von Rubus Idaeus, also in ein und derselben Endodermis die geschlitzte, durchlöcherte und gänzlich geschlossene Suberinlamelle wahrzunehmen. Je jünger die Endodermis ist, desto häufiger findet man die geschlitzte Lamelle, je älter, desto häufiger die geschlossene. Es liegt hier offenbar eine Entwickelung von ersterer zu letzterer über die durchlöcherte Lamelle (Taf. II, Fig. 7) hinweg vor, was mir dadurch noch wahrscheinlicher wird, daß man in den ganz geschlossenen Lamellen nicht selten über dem Caspary'schen Streifen dünnere Stellen beobachten kann, die in ihrer Lage und Anordnung den Löchern entsprechen. Diese scheinen demnach mit einer zarten Lamelle ausgekleidet zu werden. Die durchlöcherte Suberinlamelle erscheint hier mitunter etwas gefaltet (Taf. II, Fig. 7). Die Breite der Falten richtet sich nach der Ausdehnung der Löcher (b), resp. der Zwischenräume (a) zwischen diesen. Alle diese Verhältnisse sind jedoch nur schwierig zu eruieren, da die Entwickelung und der ganze Aufbau der in Betracht kommenden Endodermis zu unregelmäßig ist.

Diese hier besprochenen Suberinauflagerungen sind keine Gattungsmerkmale, sondern kommen innerhalb der Gattung relativ selten vor. In Leitbündelendodermen der Blätter fand ich sie nie.

Während Schwendener (1882) indirekt zu der Annahme kam, daß der Caspary'sche Streifen als eine besonders zugfeste Wandpartie anzusprechen sei, so habe ich bei den eben besprochenen Untersuchungen die gegenteilige Beobachtung gemacht. Da bei geschlitzter Sekundärauflagerung der Caspary'sche Streifen, solange keine Tertiärauflagerungen vorhanden sind, an dieser Stelle allein die Zellwand ausmacht, so sollte man allerdings annehmen, daß er daher befähigt sein müsse, mechanischen Angriffen

besonders gut widerstehen zu können. Dies ist jedoch nicht der Fall. Denn bei der Präparation reißen die Schnitte mit Vorliebe in der Endodermzelle am Caspary'schen Streifen durch, wodurch beim Präparieren Schwierigkeiten entstehen können.

Die wichtigsten, auch hier verwendeten Reagentien auf Suberinlamellen sind bei Krömer (1903, pag. 9) aufgeführt. Es sind Sudanglycerin, Kalilauge, Chlorzinkjod, Chromsäure, Schwefelsäure und Eau de Javelle zur Vorbehandlung. Weiter erzielt man nach Roß (1890, pag. 51) eine kräftige Gelbfärbung dadurch, daß man nacheinander Phloroglucin-Salzsäure, verdünnte Alkalilauge, verdünnte Schwefelsäure einwirken läßt. Diese Reaktion gibt nach Roß eine Doppelfärbung von Korkstoff und verholzten Membranen und ist daher hervorragend geeignet zur Auffindung des Caspary'schen Streifens nach Anlage der Suberinlamelle. Diese wird, wie gesagt, gelb, der Caspary'sche Streifen hingegen intensiv rot. Die Methode ist in dieser Arbeit sehr viel zur Anwendung gelangt.

Eine weitere Färbungsmethode des Caspary'schen Streifens, die ich ebenfalls mit Vorteil verwendet habe, ist angegeben von Plaut (1910, III, pag. 151). Man setzt zu einem in Gelbglycerin (Dimethylamidoazobenzol in Alkohol + Glyzerin) liegenden Präparat einen Tropfen Salzsäure, worauf sich der Streifen intensiv rot färbt. Unterläßt man den Zusatz von Salzsäure, so färbt der Fettfarbstoff nur das Suberin gelb.

Eine gute Doppelfärbung von Caspary'schem Streifen und Suberin erhält man mit Gelbglycerin, wenn man das Präparat vor Einlegen in das Reagens in sehr verdünnter Salzsäure (1:300) wäscht. Suberin erscheint gelb, der Caspary'sche Streifen rot. Alle Färbungen mit Gelbglycerin haben jedoch den Nachteil, daß sie mit Wasser ausgezogen werden, daher man das Präparat nicht auswaschen kann, sondern das gefärbte Reagens direkt als Einbettungsmittel benutzen muß, doch kann man sich durch möglichst ausgiebiges Absaugen desselben helfen.

Das Tertiärstadium ist bekanntlich bedingt durch Verdickungslamellen, die auf die Wände der sekundären Zellen aufgelagert sind. — In der Zylinderendodermis sowohl wie in der Wurzelendodermis können die Tertiärzellen durch nachträglich entstandene quer und radial gestellte Wände geteilt erscheinen, von denen die letzteren die weitaus häufigeren sind (Taf. I; Fig. 6, E). Die Wände können mitunter von größerer Dicke sein, als die Tertiärauflagerungen und in großer Zahl auftreten (Comarum palustre bis sieben Wände). Stark tangential gestreckte Zellen (Taf. I, Fig. 6, E) besitzen meist mehr Wände als mindergestreckte. Doch kommen sie ebenso häufig auch einzeln in ganz ungestreckten Zellen vor (Taf. III; Fig. 26, a). Da die Wände, wie ich weiter unten ausführen werde, lediglich dem Tertiärzustand angehören, so besitzen sie naturgemäß keinen Caspary'schen Streifen. Ebenso kommen Suberinlamellen darin nicht vor. Doch zeigt sich bei Comarum palustre in der Mitte der Wände hin und wieder, doch nur selten, eine Einlagerung von suberinartigen Stoffen (Taf. I; Fig. 6, b), die sich in kleinen Kügelchen auf dem Querschnitt perlschnurartig, also nicht in geschlossener Lamelle von einer tangentialen Suberinlamelle zur andern ziehen. Bei derselben Pflanze kann man auch den Fall antreffen, daß eine Wand im Querschnitt sich gabelförmig verzweigt (Taf. I; Fig. 6, a).

Da diese Wände der Tertiärzellen, wie weiter unten ausgeführt wird, mechanische und zwar stützende Funktionen erfüllen, so sollen sie im weiteren Verlauf der Arbeit tertiäre Stützwände genannt werden.

Tertiäre Stützwände treten in der Wurzel häufiger auf als in der unterirdischen Achse, während sie in der Zylinderendodermis, der oberirdischen Achse und in den Leitbündelendodermen der Blätter nie anzutreffen sind (siehe die Tabelle).

In den Zylinder- und Wurzelendodermzellen derjenigen Pflanzen, die Polyderm ausbilden, wird oft genau so wie bei den Polydermendodermzellen nach dem Absterben der Zellen die Suberinlamelle teilweise oder ganz gelöst. Ich komme auf diese Verhältnisse in dem Abschnitt „Suberinlösung" ausführlich zu sprechen.

Tertiäre Stützwände kommen vor bei:	in der	
	Wurzel	unterirdischen Achse
Alchemilla vulgaris	+	
Callistemon semperflorens	+	
Comarum palustre	+	+
Cuphea lanceolata	+	
Fuchsia coccinea	+	
Fragaria vesca	+	+
Hypericum quadrangulum	+	+
Lythrum salicaria	+	
Oenothera purpurea	+	
Potentilla alba	+	+
Rubus reflexus	+	
Rubus Idaeus	+	+
Rosa microphylla	+	
Rosa spinosissima	+	+
Spiraea aruncus	+	
Viola tricolor (nach Baesecke II)	+	+

Die Endodermis.

Die Endodermen sind bei den Angiospermen im allgemeinen völlig geschlossene Scheiden. Bei einigen Monocotyledonen fand Müller (1906, pag. 71) jedoch, daß im kriechenden Rhizom mitunter die Zylinderendodermis nur auf der Unterseite zur Ausbildung gelangt (Iris germanica, I. pallida). Ferner fand er an Tradescantia virginica (pag. 72), daß sich die Endodermis nur über den Leitbündeln in Halbkreisen entwickelt und zwar hier nur primär. Diesen Erscheinungen reiht sich eine Beobachtung an, die ich an den Leitbündelendodermen der Blätter von Potentilla fruticosa machte. Sie reichen nicht ganz um die Leitbündel herum, sondern bilden einen Halbkreis, der auf der Oberseite jedes Bündels liegt, während die Unterseite von einem halbkreisförmigen Sklerenchymmantel umgeben ist. Am vollständigsten ist der Halbkreis der Endodermis über dem mittleren, großen Leitbündel ausgebildet, während über den beiden seitlichen, kleineren teils Endodermzellen, teils Parenchymzellen liegen, letztere vielfach in der Überzahl. Die Zylinderendodermis der unterirdischen Achse sowohl (Potentilla alba) als der oberirdischen (Potentilla fruticosa) wird mitunter nur sehr unvollkommen ausgebildet. Sie stellt sich dann nicht als geschlossener Ring dar, sondern dieser ist vielfach unterbrochen durch Parenchymzellen.

An den Achsen wie in den Wurzeln der Dicotylen wurde ein dauerndes Primärstadium der Endodermen nicht beobachtet, wie dies nach Plaut (1910, pag. 166) z. B. für die Equisetaceen, nach Mager (1907, pag. 15) für die Salviniaceen, nach Rumpf (1904, pag. 25) bei einigen Farnen (Trichomanes radicans, Osmunda regalis) die Regel ist. Auch bei den Monocotyledonen kommt dauerndes Primärstadium nach Müller (1906, pag. 69) bei Elodea canadensis vor.

Ein dauerndes Sekundärstadium, wie es nach Rumpf (1904, pag. 25) für die Filicinen, nach Plaut (1910, pag. 151) für die Gymnospermen normal ist, fand Krömer unter den Wurzeln der Angiospermen nur bei Geranium rotundifolium und Calla palustris (1903, pag. 97). Nach meinen Untersuchungen kommen dazu noch Leptospermum laevigatum, Melaleuca ericifolia, Myrtus communis und Potentilla fruticosa.

In Rhizomen der Dicotylen habe ich diesen Fall nicht feststellen können. Die Zellen zeigten hier stets das Tertiärstadium, wenngleich mitunter die Tertiärschichten nur sehr dünn vorhanden waren (Alchemilla vulgaris, Callistemon semperflorens, Hypericum quadrangulum, Monochaetum hirtum). In der oberirdischen Achse zeigt sich die Zylinderendodermis dauernd sekundär bei Hypericum quadrangulum (Rhizom tertiär), Monochaetum hirtum (Rhizom tertiär), Potentilla fruticosa. Die Tertiärauflagerungen sind hier meist dünn, z. B. bei Alchemilla vulgaris, Comarum palustre, Lythrum salicaria (Keimpflanze), Sanguisorba officinalis, zumal bei Callistemon semperflorens, Escallonia rubra, Rubia tinctorum. Starke Tertiärauflagerungen fand ich in der Zylinderendodermis der oberirdischen Achse nie, hingegen im Rhizom des öfteren (Comarum palustre, Fragaria vesca, Potentilla argyrophylla). Tertiärauflagerungen mittlerer Dicke im Rhizom zeigten sich z. B. bei Agrimonia eupatoria, Lythrum salicaria, Rubus Idaeus, Rosa spinosissima. Im allgemeinen kann man zusammenfassend sagen, daß in den von mir untersuchten Arten die oberirdischen Zylinderendodermen geringe Tertiärauflagerungen und mitunter dauerndes Sekundärstadium zeigten, während das Rhizom stets die Zylinderendodermis tertiär ausbildet, und zwar die Schichten stärker als in der oberirdischen Achse.

Der Schluß der Zylinderendodermis ist nicht immer vollkommen, das heißt, es bleiben mehr oder minder zahlreich primäre Endodermzellen oder Durchlaßzellen dauernd zwischen denen, die Suberinlamellen angelegt haben, liegen. Bei Spiraea Ulmaria bleiben 45 %, bei Alchemilla vulgaris 30 % aller Endodermzellen in großen Komplexen dauernd primär. Das Mengenverhältnis zwischen eigentlichen Durchlaßzellen und weiterentwickelten Endodermzellen ist außerordentlich verschieden bei den Arten und wechselt auch etwas innerhalb des Individuums. Die Durchlaßzellen sind in der Zylinderendodermis naturgemäß nicht wie in der Wurzelendodermis (Krömer 1903, pag. 106) den Tracheen opponiert, sondern liegen bei den Dicotylen, sofern sich überhaupt eine Regelmäßigkeit verfolgen läßt, über den durch Markstrahlen getrennten Siebteilen (Comarum palustre). Mitunter reihen sich zwei oder drei Durchlaßzellen vertikal übereinander, meistens jedoch sind sie einzeln, und nur selten liegen mehrere horizontal nebeneinander. Die Durchlaßzellen sind mitunter dort, wo sie normalerweise einzeln vorkommen, in allen ihren Abmessungen etwas kleiner als die umgebenden Sekundär- oder Tertiärendodermzellen (Escallonia rubra). Öfters kann man beobachten, daß die Tangentialwände der Durchlaßzellen konkav gekrümmt sind (vergl. Tafel IV; Fig. 25, D).

Das Mengenverhältnis zwischen Durchlaßzellen und voll entwickelten Endodermzellen war bei Lythrum salicaria, Comarum palustre, Spiraea aruncus 1 : 8, Escallonia rubra und Epilobium hirsutum 1 : 10, und auch bei Sanguisorba officinalis und Potentilla alba kommen Durchlaßzellen vor, während sie nur selten anzutreffen waren bei Agrimonia eupatoria und Rosa spinosissima. Von den einzeln liegenden Durchlaßzellen können im späteren Alter der Endodermis mitunter sich hie und da noch einige zu Sekundärzellen entwickeln, so daß die Durchlaßzellen allmählich ihre Zahl verringern. Die Zylinderendodermen von Rubus Idaeus und Rosa microphylla sind ganz geschlossen.

Während die Zylinderendodermis der Rhizome sich kontinuierlich von der Basis bis zum Vegetationspunkt erstreckt, weisen die oberirdischen Achsen, wenn überhaupt, meist nur in ihrem unteren Teil eine Zylinderendodermis auf, die sich nur wenige Zentimeter aufwärts verfolgen läßt, so z. B. bei Potentilla alba, Spiraea aruncus, Spiraea Ulmaria. Höher in die oberirdische Achse hinauf differenziert sich die Zylinderendodermis seltener, so bei Sanguisorba officinalis bis zum letzten Viertel der Blütenstandsachse, bei Alchemilla vulgaris bis unmittelbar an den Blütenstand heran, oder bis in diesen hinein, wie bei Fragaria vesca. Im letzteren Falle erstreckt sich die Endodermis am weitesten in den Stiel der terminalen Blüte, während die übrigen Blütenstiele nur noch hie und da eine Endodermzelle in ihrer Basis besitzen. In all diesen Fällen endigen die Zylinderendodermen in der Weise, daß beim Verfolgen derselben nach oben hin Gruppen von Parenchymzellen in der Scheide auftreten, die an Ausdehnung mehr und mehr zunehmen, bis keine Endodermzelle mehr übrig ist. Andererseits kommt in ausdauernden oberirdischen Achsen auch der Fall vor (Potentilla fruticosa), daß die Zylinderendodermis sich dicht hinter dem Vegetationspunkt mit diesem dauernd weiter entwickelt, ebenso wie in einer Wurzel.

In bezug auf das Vorkommen von Leitbündelendodermen läßt sich sagen, daß sie in den Blättern im allgemeinen dort nie vorhanden sind, wo die Achse in der vegetativen Region keine Zylinderendodermis trägt (Coffea arabica, Cuphea lanceolata, Desmanthus natans, Epilobium hirsutum, Fuchsia coccinea, Leptospermum laevigatum, Myrtus communis, Oenothera purpurea, Oenothera biennis (einjährige wie zweijährige Pflanze), Rubus reflexus, Rubus Idaeus, Rosa microphylla, Rosa spinosissima). Von keinem Einfluß ist dabei, ob die unterirdische Achse oder der unterste Teil der oberirdischen Achse eine Zylinderendodermis führt. So zeigen z. B. die Hochblätter von Sanguisorba officinalis keine Leitbündelendodermen, da sie oberhalb des Endpunktes der Zylinderendodermis inseriert sind. Nur eine einzige Ausnahme ist mir begegnet: Spiraea Ulmaria (die auch noch in mancher anderen Beziehung Abnormitäten aufzuweisen hat, wie wir später sehen werden). Hier endet die Zylinderendodermis bereits im untersten Teil der oberirdischen Achse, und dennoch besitzen die Leitbündel der Blattstiele Endodermen.

Ferner kann man sagen, daß die Leitbündel des Blattstiels dort Endodermen tragen, wo die Blätter in einer Region der Achse inseriert sind, die eine Zylinderendodermis besitzt. So sind Leitbündelendodermen in den Blattstielen vorhanden z. B. bei Alchemilla vulgaris, Fragaria vesca, Potentilla fruticosa und Sanguisorba officinalis. Auch dort, wo die Blätter nicht an der oberirdischen Achse sitzen, sondern unmittelbar am Rhizom inseriert sind (Comarum palustre) sind Leitbündelendodermen in den Blattstielen zu finden. Nur bei Callistemon semperflorens fand ich, daß trotz der Gegenwart einer Zylinderendodermis in der oberirdischen Achse die Blattleitbündel ohne Endodermis waren. Doch hat man es hier, wie sich später zeigen wird, bereits mit einer etwas abgeänderten Zylinderendodermis zu tun. — Leitbündelendodermen treten nicht nur im Blattstiel auf, sondern erstrecken sich häufig noch weit in die Spreite hinein.

Den Verlauf der Leitbündelendodermen will ich kurz an dem Blatt von Comarum palustre als Beispiel besprechen. An der Basis desselben liegen in der Blattscheide fünf Leitbündel, deren jedes von einer Leitbündelendodermis umgeben ist. Sie laufen konvergierend auf den Punkt zu, an dem die Scheide in den Blattstiel übergeht. Hier treten die drei innersten Leitbündel zu einem einzigen mit halbmondförmigem Querschnitt zusammen, das von einer einzigen Leitbündelendodermis umgeben ist. Kurz vorher ist noch eine Verbindung zwischen den beiden äußeren Leitbündeln, die gesondert im Blattstiel verlaufen, und den beiden nächst inneren vorhanden. Die beiden äußeren versorgen noch die Fiederblätter mit Ausnahme der drei endständigen, und darauf schließen sich die drei Leitbündel zusammen, indem sie von einer gemeinsamen Endodermis umgeben werden. Nach kurzem Lauf teilt dieses Leitbündel sich wieder, indem die Teile in die drei endständigen Fiederblätter hineinlaufen. Bis zur Blattspreite sind alle Endodermen bis auf wenige Durchlaßzellen geschlossen. Mit dem Eintreten des Leitbündels in die Blattspreite treten in der Endodermis Zellen auf, die weder Caspary'schen Streifen noch Suberin angelegt haben, also keinen Endodermzellencharakter mehr besitzen und daher auch nichts mit Durchlaßzellen gemein haben. Sie sind ebenso stark entwickelt wie die Endodermzellen, daher sie auch nicht als meristematisch gelten können. Infolge dessen entwickeln sie sich auch nicht nachträglich zu Endodermzellen, sondern sind als ausgebildete Parenchymzellen anzusehen. Diese Zellen mehren sich, je weiter man die Leitbündel ersten und zweiten Verzweigungsgrades verfolgt, bis dieselben endlich gegen Ende ihres Verlaufes fast nur noch von diesen Zellen umgeben sind, also keine Endodermis mehr besitzen. Nerven dritten Grades besitzen überhaupt keine Endodermis mehr, sondern nur noch eine reine Parenchymscheide. Hier ist also ein regelmäßiger und allmählicher Übergang von einer Endodermis zu einer Parenchymscheide vorhanden. Ein plötzliches Abbrechen der Leitbündelendodermis habe ich nirgends gefunden. Die Leitbündelendodermen durchlaufen immer den ganzen Blattstiel, doch ziehen sie sich verschieden weit in die Blattspreite hinein. So beginnt das Übergangsstadium mitunter schon mit dem Eintritt in dieselbe (Agrimonia eupatoria, Fragaria vesca). Dabei erstreckt sich dann die Übergangszone noch mehr oder minder weit in den Hauptnerv hinein, z. B. bei Potentilla alba 6 mm, bei Sanguisorba officinalis noch bis über die Hälfte der Blattspreite, während die ersten Verzweigungen keine Endodermzellen mehr besitzen. In den Verzweigungen ersten Grades sind sie noch ziemlich geschlossen, außer bei Comarum palustre z. B. bei Spiraea Ulmaria und bei Alchemilla vulgaris. Doch auch hier findet nach

dem Ende zu ein Übergang in eine Parenchymscheide statt, so daß also nach der Peripherie des Blattes zu alle Nerven frei von Endodermzellen sind. Das Auftreten von Parenchymzellen innerhalb der Endodermis habe ich nur in der Blattspreite beobachtet, während die Leitbündelendodermen des Blattstiels sich als regelmäßig ringsherum laufende Scheiden darstellten. Nur bei Agrimonia eupatoria sind zwischen den Endodermzellen des Blattstieles ganze Komplexe von Parenchymzellen eingelagert. Die Menge derselben ist auf der ganzen Länge annähernd gleich, so daß also kein Abnehmen der Endodermzellen nach oben hin zu gewahren ist. Am vollständigsten ist die Leitbündelendodermis des großen, mittleren Leitbündels ausgebildet. In Blattstielen hingegen, in denen die Endodermen vollständig ausgebildet werden, ist kein Unterschied zwischen den mittleren und den seitlichen Leitbündelendodermen zu beobachten (Potentilla alba, Sanguisorba officinalis). Die Leitbündelendodermen des Blattstiels und der Spreite werden stets nur bis zum Sekundärstadium entwickelt, so daß also Tertiärauflagerungen und tertiäre Stützwände in den Zellen nie vorkommen. Auch geschlitzte oder durchlochte Suberinlamellen habe ich nirgend feststellen können.

Erwähnt sei zum Schluß noch, daß die Wurzelendodermis von Desmanthus natans, wie schon für die Wurzelknöllchen der Papilionaceen bekannt ist, unter gewissen Bedingungen in mehrere Leitbündelendodermen aufgelöst sein kann. Ich fand an dem im nassen Erdreich steckenden Teil der Achse von Desmanthus natans kurze, weißliche, peridermfreie Nebenwurzeln. Sie hatten eine Länge von etwa 5—6 mm, eine Dicke von etwa 3 mm und waren geweihartig verzweigt. In diesen Gebilden lag kein zentraler Leitbündelzylinder, wie in normalen Wurzeln, sondern er war in eine ganze Anzahl, etwa fünfzehn, in einiger Entfernung voneinander kreisförmig gelagerte Leitbündel aufgelöst, deren jedes eine besondere Leitbündelendodermis besaß. Der beträchtliche Zellkomplex, der von den Leitbündeln umstellt ist, weist in den Zellen grüne oder bläulich grüne Massen auf, deren Identifizierung nicht ausgeführt ist. Es handelt sich hier wohl, wie angedeutet, um mit Knöllchenbakterien gefüllte Gebilde.

Nach Angabe von Schwendener (1883, pag. 12) kommen auch in Achsen mitunter Leitbündelendodermen vor, so bei den Cyperaceen und Juncaceen und manchen Gramineen.

Entwicklungsgeschichte der Endodermis.

Die Wurzelendodermen entwickeln sich, wie aus allen bisherigen Untersuchungen hervorgeht, stets aus primärem Meristem. Auch für die von mir untersuchten Pflanzen trifft dies ausnahmslos zu. Dasselbe gilt der Hauptsache nach für die Zylinderendodermen der Dicotyledonen. Doch habe ich eine Anzahl Fälle ermittelt, in denen sich die Zylinderendodermis aus einem Folgemeristem entwickelt. Wie sich später zeigen wird, sind diese Pflanzen ausnahmslos solche, die Polyderm (siehe weiter unten) aufweisen.

Die Entwicklung einer aus primärem Meristem sich bildenden Zylinderendodermis innerhalb der sie umgebenden Gewebe will ich am Rhizom von Comarum palustre als Beispiel klarlegen: Im ersten ausgebildeten Internodium vom Vegetationspunkt aus, etwa 4 mm von demselben entfernt, war noch keine Differenzierung der Endodermis zu bemerken. Die Region der Rinde und des Zentralzylinders war schon zu unterscheiden, jedoch war die Grenze nicht scharf. In der Rinde waren Interzellularen ausgebildet und der Zentralzylinder besaß großzelliges Mark. Im zweiten Internodium (8 mm) ist Rinde (Taf. I; Fig. 12, R) und Zylinder (C) bereits durch eine deutliche, embryonale Zylinderendodermis (E) getrennt. In ihren sehr zarten Radialwänden ist kein Caspary'scher Streifen zu sehen. Die unmittelbar nach außen folgenden Zellen, also die innersten Zellschichten der Außenrinde, sind mit Stärkekörnern erfüllt (S). Die Zellschicht unter der Epidermis beginnt kollenchymatisch zu werden, das sekundäre Dickenwachstum hat begonnen, und neben den vier primären Tracheen sind schon einige sekundäre zu sehen, die alle verholzt sind. Das Mark beginnt im Zentrum zu zerreißen. Auf 12 mm Spitzenabstand beginnt die zweite Zellschicht unter der Epidermis kollenchymatisch zu werden. Im dritten Internodium (20 mm) ist der Caspary'sche Streifen in Bildung begriffen (Taf. I; Fig. 12, a). Er entsteht nahezu gleichzeitig auf dem ganzen Umkreis der Zylinderendodermis und erscheint fast nur als runder Punkt, der das mittlere Drittel der Radialwand einnimmt. Er erstreckt sich allmählich fast über die ganze Radialwand der

Endodermzelle. Dieses Primärstadium hat die Länge von etwa 5 mm. Auf 25 mm Spitzenabstand, im vierten Internodium, treten Suberinlamellen in verschiedenen Zellen der Endodermis zwischen den primären Leitbündeln und später auch über diesen auf. Zwischen den sekundären Endodermzellen bleibt eine große Anzahl primär in Gruppen oder einzeln bestehen. Diese werden mit fortschreitendem Sekundärstadium mehr und mehr an Zahl reduziert, bis nur noch vor den Siebteilen einzeln liegende Durchlaßzellen bestehen bleiben. Mit zunehmender Entfernung vom Vegetationspunkt nimmt auch die Zahl der Durchlaßzellen allmählich noch weiter ab, indem etliche sekundär werden. Mitunter teilen sie sich erst einmal tangential, und eine der Zellen, die innere oder äußere, wird zur sekundären Endodermzelle. Ich habe mehrfach beobachtet, daß das Sekundärstadium der Zellen in der Weise beginnt, daß sich winzige Suberinkörnchen auf der Primärmembran ausscheiden, die sich vermehren und schließlich zur Lamelle zusammenschließen. Im Inneren einer solchen, den Übergang vom primären zum Sekundärstadium bildenden Zelle liegen große und kleine Kugeln von Fett, das Sudanfärbung zuläßt. Es läßt sich durch Chloroform in Lösung bringen und ebenso unter Verseifung in alkoholischer Kalilauge. Bei 32 mm Entfernung vom Vegetationspunkt treten vereinzelt Tertiärlamellen in den Endodermzellen auf. Dieses Stadium, in dem primäre, sekundäre und tertiäre Zellen vorkommen, erstreckt sich bis etwa zu 42 mm Abstand vom Vegetationspunkt, also über etwa 10 mm. Von da ab ist die Zylinderendodermis bis auf die dauernd bestehen bleibenden Durchlaßzellen tertiär. Die Intermediärzone (Krömer, 1903, pag. 104) bleibt hier also bestehen, da keine ausgesprochene Tertiärzone ausgebildet wird. Dies würde dem Typus II der von Krömer (1903, pag. 105) aufgestellten Typen der Wurzelendodermen entsprechen.

Dasselbe gilt für Agrimonia eupatoria (oberirdische Achse), Alchemilla vulgaris (oberirdische Achse), Lythrum salicaria (Rhizom), Rosa spinosissima (Rhizom), Spiraea aruncus und Sanguisorba officinalis (oberirdische Achse), Potentilla alba und Escallonia rubra.

Den Typus III, bei dem alle Stadien bis zum Tertiärstadium durchlaufen werden, zeigt z. B. Callistemon semperflorens (Rhizom) und Viola tricolor (nach Baesecke II). Hier werden also alle Zellen tertiär.

Die Analogie in der Entwickelung der Zylinderendodermis mit der der Wurzelendodermis, welch letztere Krömer (1903) klarlegte, ist offenbar; doch ist im Auftreten des Primärstadiums nach meinen Beobachtungen in der Zylinderendodermis keinerlei Regelmäßigkeit und keinerlei Beziehung zu anderen Geweben zu bemerken. Der Caspary'sche Streifen tritt entweder ganz gleichmäßig rings um die ganze Achse annähernd gleichzeitig auf (Comarum palustre) oder auch in bezug auf die Zeit gänzlich unregelmäßig, so daß die Primärendodermis nicht von vornherein ringsherum gebildet wird, sondern zwischen den Primärzellen noch große Komplexe von meristematischen regellos liegen bleiben, wie dies z. B. bei Escallonia rubra zu sehen ist. Diese Übergangszone vom Embryonalstadium zum Primärstadium ist nach Krömer (1903, pag. 104) in der Wurzel stets sehr klein. Da bei Escallonia rubra das Primärstadium besonders kurz ist, so daß Caspary'sche Streifen und Suberinlamellen fast gleichzeitig entstehen, so reicht die Embryonalzone noch weit in das Sekundärstadium hinein, und die Zwischenräume zwischen den Sekundärzellen werden erst allmählich geschlossen. Baesecke (II) erkennt jedoch bei Viola tricolor, daß der Caspary'sche Streifen vor den Siebteilen eher auftritt als vor den Markstrahlen, die erst allmählich geschlossen werden.

Der Caspary'sche Streifen wird meist zu Anfang nur schmal angelegt und er verbreitert sich erst dann kurz vor dem Eintritt des Sekundärstadiums, häufig über die ganze Radialwand (Fragaria vesca, Potentilla alba).

Der Ort für den Beginn des Primärstadiums variiert außerordentlich. Er liegt bei:

Potentilla fruticosa	in der	oberirdischen	Achse	auf	2	mm	Spitzenabstand
Potentilla alba	„ „	unterirdischen	„	„	11	mm	„
Rosa spinosissima	„ „	„	„	„	15	mm	„
Spiraea aruncus	„ „	oberirdischen	„	„	15	mm	„
Monochaetum hirtum	„ „	„	„	„	16	mm	„
Hypericum quadrangulum	„ „	„	„	„	20	mm	„
Escallonia rubra	„ „	„	„	„	35	mm	„
Lythrum salicaria	„ „	„	„	„	60—70	mm	„

Diese Beobachtungen wurden im Sommer gemacht. Die Entfernungen vom Vegetationspunkt erleiden jedoch gegen Ende der Vegetationsperiode Veränderungen, indem sich die Zylinderendodermis weiter zur Spitze der Achse differenziert. In ausdauernden Achsen schiebt sie sich bis in die Knospe vor und endet dicht vor dem Vegetationspunkt. Das Primärstadium ist dann, wenn überhaupt vorhanden, nur sehr kurz. So endet z. B. die Zylinderendodermis von Comarum palustre sekundär bei etwa 2 mm Spitzenabstand.

In bezug auf das Auftreten des Sekundärstadiums habe ich ebenfalls keine Regelmäßigkeit finden können. Die oben für Comarum palustre beschriebene Erscheinung, daß das Sekundärstadium vor den primären Leitbündeln etwas später auftritt, als vor den im Dickenwachstum hinzugekommenen sekundären, ist selten so ausgeprägt gefunden, da sich beide meist nicht voneinander unterscheiden. Während in der Wurzel den Tracheen geschlossene Bänder aus Sekundärzellen opponiert werden, tritt das Sekundärstadium in der Achse allenthalben in einzelnen oder zu wenigen zusammenliegenden Zellen auf, die erst allmählich ihre Zwischenräume schließen. Mitunter geht der Schluß der Endodermis so langsam vor sich, daß, wie bei Hypericum quadrangulum, noch in 25 cm Spitzenabstand große Komplexe von primären Zellen zu finden sind.

Das Tertiärstadium tritt wohl immer ringsherum regelmäßig und ziemlich gleichzeitig auf. Ich habe keine Bevorzugung besonderer Punkte wahrnehmen können. Bei der Entwicklung der Tertiärlamellen bilden sich häufig Tüpfelkanäle aus, die der Tertiärschicht eine sehr unregelmäßige, höckrige Gestalt verleihen (Potentilla alba).

Baesecke (II) zeigt an Viola tricolor, daß die Zylinderendodermis sich nicht nur entsprechend dem Spitzenwachstum nach oben differenziert, sondern sich auch gemäß dem intercallaren Längenwachstum nach unten im Internodium fortzuentwickeln vermag, so daß man hier am Grunde jedes Internodiums wieder ein Abnehmen der Endodermis bis zum Embryonalstadium wahrnehmen kann.

Krömer (1903, pag. 102) macht für Sekundärendodermzellen (z. B. bei Comarum palustre) die Angabe, daß sie sich durch Quer- und Radialwände sehr spät noch teilen können. Die Teilungen sollen eine durch das Dickenwachstum geforderte Vergrößerung der Zellen ermöglichen. In den von mir untersuchten Arten liegen die Verhältnisse offenbar etwas anders. Ich habe nicht den Eindruck gewonnen, als müßten die Endodermzellen zur Gewinnung größerer Tangentialausdehnung Teilwände bilden. Vielmehr haben die Zellen eine außerordentliche Dehnbarkeit und ich habe nicht selten ein Tangentialwachstum von über 100 % wahrgenommen. Diese Wände (Taf. III; Fig. 26, a) gehören nach meinen Beobachtungen nicht mehr dem Sekundärstadium an, sondern dem Tertiärstadium. Sie treten erst mit den ersten Tertiärauflagerungen auf, verdicken sich dann gleichmäßig mit und nehmen mitunter (Comarum palustre) eine größere Dicke an als die Tertiärauflagerungen selbst. Bei Comarum palustre fand ich nicht selten bis sieben solcher dicker Wände in der Zelle. Von einer größeren Tangentialstreckung als bei Zellen mit weniger Wänden war dabei durchaus nicht immer die Rede. Auffallend ist, daß mit dem zunehmenden Alter des Tertiärstadiums sich diese Wände mehren, so daß sie also offenbar auch noch während der Dauer des Tertiärzustandes auftreten können.

Diese Beobachtungen decken sich mit den Angaben Casparys (1858, pag. 377), daß die Anlage der Wände bei gekammerten Endodermzellen erst nach Auflagerung der Tertiärschichten stattfindet, und auch Baesecke (II) konstatiert dies an der Wurzel- und Zylinderendodermis von Viola tricolor, bei der nachträglich noch bis zu zwanzig Wände angelegt werden können. Zu beachten ist, daß diese Wände sich nicht nach dem Prinzip der Minimalfläche bilden, da sie im wesentlichen vertikal, also in der größten Zellausdehnung verlaufen.

Wie ich oben andeutete, geht durchaus nicht immer eine Vergrößerung der Zelle mit der Anlage der tertiären Stützwände Hand in Hand. Vielmehr konnte ich feststellen, daß die Wände in den Achsen viel weniger zahlreich auftreten als in den Wurzeln, obgleich diese ja ein viel geringeres Dickenwachstum, also auch ein weniger ausgiebiges Tangentialwachstum der Endodermzellen durchmachen. Mir scheint daher eine andere Erklärung der biologischen Werte der tertiären Wände plausibel zu sein. Sie treten auffälligerweise am häufigsten dort auf, wo eine Zellwand von innen auf eine Endodermzelle stößt (Taf. III;

Fig. 26, a. Taf. I; Fig. 6). Hier muß bei steigendem Dickenwachstum ein Druck auf die Endodermzelle ausgeübt werden, der bei der tafelförmigen Gestalt derselben vielfach für sie verhängnisvoll werden könnte. Durch eine eingeschobene Wand würde der Druck nach außen weitergegeben und so die Endodermzelle vor dem Collabieren geschützt werden. Die Wand erscheint hiernach als rein mechanisch wirkende, für die Statik der Zelle wichtige Stützwand, die nicht etwa das Tangentialwachstum der Zelle ermöglicht, sondern vielmehr durch dieses erst bedingt ist. Schon oben führte ich daher für diese Wände die Bezeichnung **tertiäre Stützwand** ein.

Über den zweiten Typus der Endodermentwicklung aus sekundärem Gewebe findet sich in der Literatur keine Angabe. Höchstens könnte ein Vorgang, der durch Krömer (1903, pag. 95) für Helianthus annuus beiläufig angegeben ist, eventuell hierher gerechnet werden. In der Wurzel dieser Pflanze treten vor den Siebteilen in geringem Spitzenabstand einige Teilungen ein, und in der innersten der Teilzellen wird der Caspary'sche Streifen angelegt. Ich habe mich über diesen Fall nicht näher orientiert. An den von mir untersuchten Pflanzen trat der zu beschreibende Typ stets nur in der Achse auf, während die Wurzeln immer normale Endodermbildung zeigen.

Ich will zunächst die Verhältnisse am Rhizom von Alchemilla vulgaris als einfachstes Beispiel klarlegen: Auf 5 mm Spitzenabstand vom Vegetationspunkt treten in einer Zellschicht, die zwischen Außenrinde und Zentralzylinder liegt, Teilungen ein. Die betreffende Zellreihe ist topographisch gleichwertig derjenigen, aus der sich bei Comarum palustre (Taf. I; Fig. 12) die Zylinderendodermis (E) bildet. Die Rindenzellen (b), die der Endodermis von Comarum palustre direkt anliegen, und die nächstfolgende äußere Schicht besitzen im radialen Längsschnitt etwas geringere Dimensionen als die übrigen Zellen der Außenwände (R). Die Zellen des Zentralzylinders (C), die der Zylinderendodermis innen anliegen (c), sind schmaler und mehr lang gestreckt als die Zellen der Außenrinde. Zellen verschiedener Form und Größe treten also dicht zusammen und sind nur durch die einzellige Zylinderendodermis (E) geschieden. Bei Alchemilla ist das Bild nun ganz ähnlich (Taf. I; Fig. 5). Auch hier ist der Größen- und Formunterschied der Außenrinden- (R) und Zylinderzellen (C) vorhanden, nur sind beide nicht getrennt durch eine distinkte Scheide, da die entsprechende Zellreihe (J) keine Caspary'schen Streifen ausbildet. Aus dieser Zellreihe (J) nun, die weiter kein besonderes Merkmal aufweist, entwickelt sich das oben erwähnte Meristem (M) und zwar in rein zentripetaler Richtung. Es bildet sich auf dem ganzen Umkreis ziemlich gleichzeitig und gleichmäßig. Die Teilung geht ziemlich schnell vor sich, so daß das Meristem bereits nach Verlauf von einem Millimeter seine normale Stärke von drei bis vier Zellen besitzt. Die äußersten Zellen sind als die ältesten am weitesten entwickelt. Kurz nach der Ausbildung wird in der innersten, jüngsten Schicht des Meristems der Caspary'sche Streifen ziemlich gleichzeitig auf dem ganzen Umkreis angelegt. Nur vor den aus dem Zylinder austretenden Leitbündeln erscheint der Caspary'sche Streifen ein wenig früher. Er erstreckt sich über das mittlere Drittel der Radialwand. Sehr bald tritt das Sekundärstadium der Zellen in Erscheinung, wiederum zuerst an den genannten Punkten. Auf 7 mm Spitzenabstand ist die Zylinderendodermis auf dem ganzen Umkreis bis auf die Durchlaßzellen sekundär ausgebildet, und sehr bald werden dünne Tertiärauflagerungen angelegt. Das außerhalb der Zylinderendodermis liegende Meristem bildet zwischen seinen Zellen Interzellularen aus und verstärkt sich etwas, so daß sich die Zellen nur noch durch die ihrer gemeinsamen Genese entsprechende radiale Reihung, an die sich naturgemäß auch die Endodermzellen angliedern, vor den übrigen Zellen der Außenrinde auszeichnen.

Eine solcherart aus einem Folgemeristem hervorgegangene Endodermis werde ich im Verlaufe dieser Arbeit als **Folgeendodermis** bezeichnen im Gegensatz zu solchen, die aus Urmeristem entstehen.

Diesem ersten Typus einer Folgeendodermis entspricht die Zylinderendodermis im Rhizom von Fragaria vesca. Das Meristem bildet sich hier bei 8 mm Spitzenabstand. Die Initialzellschicht zeichnet sich dadurch aus, daß sie der sogenannten Stärkescheide innen anliegt, ein Umstand, der wiederum im Vergleich mit den Verhältnissen bei Comarum palustre (Taf. I; Fig. 12) auf topographische Gleichwertigkeit der Initialschicht und der primär gebildeten Zylinderendodermis (E) hinweist. Das Meristem wird hier drei bis fünf Zellen breit und bildet zwischen der Zylinderendodermis

und der nächstäußeren Zellschicht keine Interzellularen aus. Der Caspary'sche Streifen verbreitet sich von der Mitte der Radialwand allmählich über die ganze Breite derselben. Das Bildungsgewebe der Zylinderendodermis erhält später nicht immer sein meristematisches Aussehen, sondern die Zellen werden durch das Dickenwachstum zusammengedrückt oder verschoben, so daß die Radialwände nicht mehr aufeinanderstehen und sie den Eindruck von ungeordnet liegenden Rindenzellen machen.

Bei Agrimonia eupatoria liegen die Verhältnisse folgendermaßen: Der oberirdische Teil des letzten Sympodiumzweiges besitzt eine primär gebildete Zylinderendodermis. Verfolgt man diese weiter im unterirdischen Teil, so sieht man bald nach der Übergangsstelle vom unterirdischen zum oberirdischen Teil hie und da Endodermzellen, die sich vor ihrer Anlage erst einmal tangential geteilt haben. Stets die innerste der beiden Zellen wurde zur Endodermzelle. Je weiter man nach der Basis der Jahresproduktion hin kommt, desto häufiger zeigt sich diese Erscheinung, und auch die Anzahl der Teilungen, die der Endodermbildung vorangingen, steigert sich, so daß schließlich, etwa 2 mm von der Basis entfernt, die Zylinderendodermis ringsherum gleichmäßig aus der ersten Schicht eines vier- bis fünfschichtigen Folgemeristems sich entwickelt hat. Dieser Befund ist so zu erklären, daß sich in der ersten Vegetationszeit die Zylinderendodermis als Folgeendodermis entwickelt. Je mehr und mehr sich der Sympodiumzweig dem Stadium näherte, in dem er sich emporrichtet, um sich zur Blütenstandsachse zu entwickeln, desto mehr hat die Zylinderendodermis die Neigung, sich aus Urmeristem zu entwickeln, bis schließlich an der Übergangsstelle von unterirdischer zu oberirdischer Achse dies bereits ganz durchgeführt ist, so daß hier ein regelmäßiger Übergang von einem Endodermtypus zum andern stattfindet.

In der unterirdisch kriechenden Achse von Rubus Idaeus zeigt sich dieser Übergang auch, doch ohne eine regelmäßige Entwicklung. Die Zylinderendodermis ist hier, wie oben, die innerste Schicht des zentripetal entstandenen Entwicklungsgewebes. Doch erscheint streckenweise unvermittelt, ohne erkennbare Ursache die Entwicklung aus primärem Meristem und ebenso unvermittelt wieder als Folgeendodermis.

Umgekehrt liegt der Fall bei Sanguisorba officinalis. Hier ist die Zylinderendodermis im Rhizom normal aus primärem Meristem entwickelt. Doch bleiben vielfach dadurch, daß die Bildung unregelmäßig erfolgt, mehr oder minder große Öffnungen in der Endodermis, so daß an diesen Stellen keine scharfe Trennung von Zylinder und Rinde vorhanden ist. Nach einiger Zeit, wenn die Zylinderendodermis sekundär geworden ist, was von 1 mm Spitzenabstand zutrifft, beginnt die ihr entsprechende Zellreihe in den Löchern der Scheide sich zentripetal zu teilen, und wie oben entwickelt sich die Endodermis aus der innersten Schicht des Meristems, setzt sich ohne Unterbrechung an die primär gebildete an und schließt so die offen gebliebenen Stellen, was bereits auf 1,5 mm Spitzenabstand vollendet ist. Doch kann man erkennen, daß mitunter die Zylinderendodermis von vornherein ringsherum auf kurze Strecken als Folgeendodermis auftritt, so daß auch hier eine große Unregelmäßigkeit und Schwankung in der Bildungsweise statthat, deren Ursache nicht ohne weiteres zu erkennen ist.

Ein anderer Typus der Entwicklung einer Folgeendodermis als der bisher beschriebene, stellt sich in der Achse von Callistemon semperflorens dar. Auf 9 cm Abstand vom Vegetationspunkt geht eine Zellschicht, die in einer Zellbreite Entfernung außen von einem Sklerenchymring liegt, in zentripetale Teilung über. Kurz hintereinander erscheinen zwei Teilwände, so daß ein dreischichtiges Meristem entsteht. Aus der mittleren Zellschicht nun entwickelt sich die Zylinderendodermis (mit welcher Berechtigung man hier von einer solchen reden kann, werde ich weiter unten zeigen). Sie weist also an ihrer Innenseite noch eine Zellreihe ihres Bildungsgewebes auf.

Einer dieser im Prinzip entsprechenden Endodermbildung werden wir späterhin bei dem Polyderm begegnen.

Bei Potentilla fruticosa zeigt sich auch für diese Art der Entwicklung ein allmählicher Übergang von einer Folgeendodermis zu einer primär gebildeten, ähnlich wie bei Agrimonia eupatoria. In der oberirdischen Achse zeigt sich zu Anfang der Vegetationsperiode eine Folgeendodermis als Zylinderendodermis. Die entsprechenden Zellen teilen sich immer nur einmal, und die äußere Zelle wird zur Endodermzelle. Je weiter das Wachstum fortschreitet, desto mehr treten primär gebildete Endo-

dermzellen auf, bis diese schließlich die sekundär gebildeten an Zahl überwiegen und endlich im Sommer die Teilung ganz unterbleibt, und eine rein primär entwickelte Endodermis vorhanden ist, die bis auf 2 mm an den Vegetationspunkt heranreicht.

Einen wiederum gesonderten, dritten Typus findet man bei Spiraea Ulmaria. In der oberirdischen Achse liegt die Zylinderendodermis nur in dem untersten Teil. Von dem Punkt an gerechnet, an dem die Knospe für den künftigen Sympodiumzweig liegt, von wo aus sich die Achse zur Senkrechten aufrichtet, erstreckt sich die Scheide nur noch etwa 3 cm nach oben, und verschwindet dann allmählich. Sie ist primär gebildet aus der Schicht, die dem durch breite unverholzte Markstrahlen unterbrochenen Sklerenchymring außen anliegt. Jedoch ist sie nur über dem Sklerenchym, nicht über den Markstrahlen entwickelt. Die vorhandenen Lücken werden nachträglich geschlossen, indem sich ein etwa fünfschichtiges Meristem aus einer entsprechend liegenden Zellreihe zentripetal entwickelt, aus dessen zweiter oder drittinnerster Schicht die Endodermis hervorgeht, indem sie sich allerseits an die primär gebildete Scheide ansetzt. Verfolgt man die Zylinderendodermis nach unten im unterirdischen Teil des Sympodiumzweiges weiter, so erkennt man, daß die primär gebildete Endodermis an der Übergangsstelle von oberirdischer und unterirdischer Achse ziemlich schnell in eine Folgeendodermis übergeht. Im selben Maße wie der Übergang stattfindet, verliert sich das Sklerenchym. Von der Knospe des fünften Sympodiumzweiges an abwärts (etwa 2,5—3 cm von der Basis des diesjährigen Wachstums) ist die Zylinderendodermis nirgends mehr primär gebildet, sondern hat sich ringsherum entwickelt als zweite oder drittinnerste Zellschicht eines ringsum gleichmäßigen, acht- bis zehnschichtigen, zentripetal gebildeten Meristems. Diese Endodermis schließt sich nur sehr langsam und unvollständig, so daß an der Basis des diesjährigen Sympodiumzweiges noch etwa 50 % aller Zellen primär sind.

Einen vierten Typus einer Folgeendodermis werde ich später bei dem Polyderm zur Besprechung bringen.

Sieht man ab von der Entwicklung aus einem Folgemeristem, so gleichen die Folgeendodermen in ihrer weiteren Entwickelung in allen morphologischen und physiologischen Stücken gänzlich den bekannten normal entwickelten Endodermen.

In denjenigen Regionen der Achse, die ihr Längswachstum beendet haben, findet sich an der Grenze des Zentralzylinders niemals mehr Meristem. Wenn nun dort eine Endodermis gebildet werden soll, so muß dieselbe stets in einem Folgemeristem, also als Folgeendodermis, entstehen. Damit steht im Einklang, daß sich die Zylinderendodermis im Rhizom von Sanguisorba officinalis im allgemeinen primär bildet, bestehen gebliebene Öffnungen jedoch später durch eine Folgeendodermis geschlossen werden. Auch in der oberirdischen Achse von Spiraea Ulmaria geschieht das Schließen der breiten Markstrahlen erst nachträglich durch Folgeendodermen. Der allmähliche Übergang von Folgeendodermen zu normal gebildeten bei Potentilla fruticosa und Agrimonia eupatoria hängt ebenfalls damit zusammen.

Niemals habe ich Folgeendodermen in Blättern wahrgenommen, wohl aber zeigte sich bei Alchemilla vulgaris bei den Blättern, die dem Rhizom direkt ansaßen, daß die als Folgeendodermis gebildete Zylinderendodermis sich noch ein kleines Stück in den Leitbündelendodermen der Blattstiele fortsetzte und zwar soweit, als diese in der Rinde des Rhizoms verliefen. Die Folgeendodermis ging ganz allmählich in die aus Urmeristem gebildete über, und die Grenze zwischen beiden war nur an dem Verschwinden des außenliegenden Bildungsgewebes zu erkennen.

Verhältnis zwischen Stärkescheide und Endodermis.

Für die Veranschaulichung dieser Verhältnisse will ich wieder Comarum palustre als Beispiel wählen (Taf. I; Fig. 12). Das Rhizom besitzt in seinem jüngsten Teile eine ein- bis zweischichtige Lage stärkeführender Zellen, die nach innen schärfer abgesetzt ist als nach außen (S). Die Zellen liegen jedoch vertikal nicht regelmäßig hintereinander, sondern die Zellreihen laufen ein Stück hinab, hören dann auf und setzen unvermittelt an anderer Stelle wieder an. Diese Zellen sind etwas kleiner, als die außen liegenden Rindenzellen (R). Man kann die stärkeführende Schicht nach oben hin bis unmittelbar zum

Vegetationspunkt verfolgen, wo sie in die jungen Blattanlagen einbiegt. Nach unten zeigt nach etwa vier Internodien der Verlauf klar und deutlich, daß die Stärkeschicht (S) n i c h t an die Zylinderendodermis (E) ansetzt, und etwa deren Fortsetzung bildet, sondern die Zylinderendodermis differenziert sich aus der Zellschicht, die der Stärkeschicht innen anliegt, woraus sich ergibt, daß letztere aus den innersten Zellen der Außenrinde (R) besteht. Sie läuft noch ein Stück neben der bereits sekundären Zylinderendodermis her und verliert sich dann allmählich. Hält man den Sproß vor der Untersuchung einen Tag im Dunklen, so ist die Stärke aus den Zellen verschwunden, und diese unterscheiden sich durch nichts von normalen Rindenzellen, abgesehen von der etwas geringeren Dimension.

Ähnliche Verhältnisse fand ich bei Agrimonia eupatoria in der oberirdischen Achse.

Bei Potentilla alba war die stärkehaltige Region nach innen scharf abgesetzt, nach außen nahm sie jedoch sukzessive ab, so daß in der vierten bis fünften Zelle nach außen keine Stärke mehr enthalten war.

Wenn im Rhizom von Fragaria vesca die stärkeführende Rindenpartie noch über das Primärstadium der Zylinderendodermis hereinreicht, so liegt die Stärke nicht mehr in der innersten Schicht der ursprünglichen Rinde, sondern im außerhalb der Zylinderendodermis liegenden Bildungsgewebe derselben, so daß die topographischen Verhältnisse dieselben wie bei Comarum palustre bleiben, dadurch daß die Stärkeablagerung wieder an die Zylinderendodermis heranrückt. Also findet auch hier die Stärkeansammlung nur an der Innengrenze der Rinde, d. h. der gesamten Rinde, einschließlich des Bildungsgewebes der Zylinderendodermis statt, da dieses ja mit zur Rinde zu rechnen ist. Die Stärkeablagerung ist bei Fragaria vesca drei bis fünf Zellen breit. Eine e i n z e l l i g e Stärkeschicht fand ich nur bei Cuphea lanceolata.

Während ich niemals eine Stärkeablagerung fand, die als Fortsetzung der Zylinderendodermis gelten konnte, so gibt diesen Fall Baesecke (II) für Viola tricolor an. Hier wird die einschichtige Stärkezone gebildet durch das Embryonalstadium der Zylinderendodermis, mit anderen Worten, die Embryonalzellen der Endodermis führen Stärke. Diese wird mit dem Eintritt des Primärstadiums aufgebraucht.

Einen analogen Fall habe ich in der Leitbündelendodermis von Cuphea lanceolata beobachtet. Hier geht die Endodermis ebenfalls über in die einschichtige Stärkeablagerung, die durch die Parenchymscheide der Leitbündel gebildet war, also topographisch die Fortsetzung der Leitbündelendodermis darstellte. Der Fall, daß gleichzeitig die Stärke in der Rinde und den Embryonalzellen vorkommt, ist nicht bekannt.

Im allgemeinen kann man wohl sagen, daß auch bei den Dikotylen, ebenso wie Müller (1906, pag. 77) dies für die Monokotylen feststellte, die Stärkeablagerung n i c h t als eigentliche Fortsetzung der Endodermis anzusehen ist, sondern als Anhäufung im Parenchymgewebe von Stärke, die ihren Weg nach den Leitbündeln genommen hat.

Beziehungen der Endodermis zum Absterben der Außenrinde.

Bei einigen Arten zeigt sich die auffällige Erscheinung, daß die Außenrinde abstirbt, nachdem die Zylinderendodermis einige Zeit das Sekundärstadium überschritten hat. Unter diesen Umständen ist dann die Zylinderendodermis die äußerste lebende Schicht der Achse. Vornehmlich ist dies zu beobachten bei Escallonia rubra. Die Zylinderendodermis wird hier in der oberirdischen Achse in 3,5 cm Abstand vom Vegetationspunkt unmittelbar nach einem undeutlichen Primärstadium sekundär. Die Endodermis ist anfangs nur unvollkommen entwickelt, differenziert sich aber schließlich ringsherum, und schließt sich allmählich bis auf sehr wenige Durchlaßzellen von geringen Dimensionen. Auf 11 cm Spitzenabstand, in einer Region, in der die Zellen bereits eine dünne Tertiärauflagerung besitzen, stirbt die Außenrinde ab. Doch bleibt die Zylinderendodermis nicht allzu lange als äußerste Zellschicht bestehen, nur über eine Zone von etwa 3,5 cm Länge, denn in etwa 14,5 cm Spitzenabstand bildet sich unter derselben ein Periderm aus, das sie naturgemäß bald zum Absterben bringt. Bereits Weiß (1890, pag. 61) bemerkt, daß bei dieser Pflanze die Außenrinde abstirbt, bevor die Korkbildung einsetzt. Die nämlichen Verhältnisse führt dieser Autor für einige korkbildende Spireen an (1890, pag. 36; Spiraea

chamaedryfolia, crenata, confusa usw.). Auch die Rhizome von Crocosmia aurea, Cordyline usw. verhalten sich nach Schwendeners Angaben so (1882, pag. 9).

Ähnliche Verhältnisse fand ich bei Saxifraga rotundifolia, und zwar in der unterirdischen Achse. Da hier jedoch keine Korkbildung zu beobachten war, stellte sich nach Absterben der Außenrinde die Zylinderendodermis dauernd als äußerste lebende Schicht des Zellgewebes dar.

In der Literatur sind einige derartige Fälle auch für die Wurzel bekannt geworden. A. Meyer (1881, pag. 276) beobachtet bei den Arten von Smilax, die einen Sklerenchymring außerhalb der Wurzelendodermis, dieser unmittelbar anliegend, aufweisen, daß die Außenrinde abstirbt (Smilax lancaefolia, S. excelsa). Schwendener (1882, pag. 8) findet, daß bei zahlreichen Gramineen und Cyperaceen die Außenrinde nach Verlauf eines Jahres abstirbt, so daß die Endodermis lange Zeit, bis zum Einsetzen der Peridermbildung, die äußerste lebende Schicht bildet. Weiter schließe ich noch einige Fälle aus meinen Beobachtungen an. So zeigen sich bei Leptospermum laevigatum über der sekundären Wurzelendodermis von 6 cm Spitzenabstand inselförmige Partien der Außenrinde abgestorben. Diese breiten sich nur langsam aus, so daß meist noch lebende Partien der Außenrinde vorhanden sind, wenn die Wurzelendodermis bereits durch die später einsetzende Polydermbildung abgelöst wird. Auch in der Wurzel von Myrtus communis wird die Außenrinde, hier gleichmäßig rings herum über der Wurzelendodermis, zum Absterben gebracht. Diese wird dann ebenfalls später durch Polydermbildung abgelöst. Die Endodermen der drei letzten Fälle weisen, entgegen der von Escallonia rubra, keine Durchlaßzellen auf.

So scheint also der Fall kein sonderlich seltener zu sein, daß die Endodermis die Epidermis resp. Intercutis zu vertreten hat, wenn die Außenrinde zugrunde geht.

Physiologie der Endodermis.

Die Endodermzelle hat, wie schon Schnee (1907, pag. 26—30) ausführt, nach ihrer endgültigen Entwicklung noch volle Lebensfähigkeit. Diese wird durch die, von anderen Zellen abweichende anatomische Eigenart durchaus nicht eingeschränkt. Besitzen doch die Endodermen überall da, wo sie nicht durch andere Gewebe (Kork, Polyderm) verdrängt werden, dieselbe Lebensdauer wie das betreffende Organ, dem sie angehören, und sie sterben erst mit den übrigen Geweben ab. Sie können daher eine relativ lange Lebensdauer besitzen, so z. B. in den Achsen der Filicinen, die ja viele Jahre alt werden können, ohne je Kork zu bilden, oder in den Rhizomen von Spiraea Ulmaria und Alchemilla vulgaris, deren Zylinderendodermen die gleiche Lebensdauer wie das Rhizom haben und mit diesem sukzessive am Unterende zugrunde gehen.

Häufig jedoch wird dem Leben der Endodermis durch Periderm oder auch durch Polydermbildung ein Ziel gesetzt, oder durch das Dickenwachstum kann mitunter die längere Existenz der Endodermis unmöglich gemacht werden, da ja die Endodermzellen im sekundären und tertiären Entwicklungszustande nicht mehr teilungsfähig sind, sondern nur durch Dehnung oder begrenztes Tangentialwachstum der Vergrößerung der Peripherie folgen. So findet schließlich ein Reißen der Endodermis statt, wie z. B. am Rhizom von Escallonia rubra, bei dem sie, wie schon bemerkt, die äußerste lebende Schicht bildet. Unter der Wunde bildet sich dann Periderm, das sich schließlich seitlich ausbreitet und die unbrauchbar gewordene Endodermis abstößt. Sie verhält sich in solchen Fällen offenbar ähnlich wie die Epidermis, der man ja vielfach auch ein Reißen infolge von Überspannung zuschreibt.

Die Lebensfähigkeit der Endodermzelle setzt Permeabilität der Zellwand für Gase und gelöste Stoffe sowie Wasser voraus. Abgesehen von dem Beweis, der durch die Lebensfähigkeit selbst erbracht wird, kann man die Durchlässigkeit für Wasser und gelöste Stoffe auch noch demonstrieren durch Plasmolyse mittels Zucker-, Salpeter-, Glyzerinlösung usw. Sie tritt nur wenig verzögert ein, wie aus den Beobachtungen von Schnee (1907) hervorgeht und wie ich mich selbst überzeugen konnte. Doch bestehen bezüglich der Permeabilität der Endodermis für gelöste Stoffe sehr komplizierte Verhältnisse, wie sich aus der folgenden Besprechung der freilich zum Teil erst in den Anfängen stehenden Untersuchungen ergibt. Schwendener (1883, pag. 10) schälte die Außenrinde eines Rhizoms von Carex hirta an einer

Stelle großenteils ab und tauchte den Teil in wässrige Jodlösung. Sowohl Außenrinde als Endodermis wie Markparenchym enthalten Stärke. Diese wurde nun lediglich in der Außenrinde gebläut, während das Markparenchym dauernd keine Färbung der Stärke zeigte, so daß die Zylinderendodermis eine scharfe Grenze für die Wanderung des Jods in den Geweben bildete. Erst nach langer Zeit färbten sich auch die Stärkekörner der Endodermis schwachrot, zum Zeichen, daß geringe Mengen von Jod durch die Zellwand hindurchgegangen waren. Über die Innenwand der Endodermzellen gelangte das Jod jedoch nicht hinaus. Ferner färben sich bei einem analogen Versuch Schwendeners (l. c., pag. 10) mit Triticum repens die Tertiärlamellen der Zylinderendodermis des Rhizoms erst nach Einwirkung von zehn Stunden mit Jod, in der Wurzelendodermis von Iris florentina und Convallaria majalis überhaupt nicht. In letzterer verursachte auch Chlorzinkjod unter analogen Verhältnissen keine Färbung der Tertiärlamellen. Ebenso ist die Suberinlamelle absolut impermeabel für Tannin, wie aus folgenden Versuchen desselben Autors hervorgeht (pag. 11). In die Tracheen eines Rhizoms von Iris germanica wurde Tanninlösung injiziert, und dieselbe tagelang mittels eines Aspirators hindurchgesaugt. Die Querschnitte wurden in Eisensalzlösung getränkt, und nun zeigte sich, daß lediglich der Zentralzylinder Tintenfärbung annahm, während Außenrinde und Tertiärschichten der Endodermzellen durchaus farblos blieben. Die Tertiärschichten angeschnittener Zellen nehmen jedoch die Färbung sehr gut an (l. c., pag. 15).

Diese Resultate bezogen sich auf alte, ausgewachsene Endodermen; anders verhalten sich Primärendodermen, wie die der Equisetaceen und der Primaer- und Übergangszone der Wurzelendodermen (pag. 6). Diese sollen, wie Schwendener behauptet, dem Saftverkehr zwischen Innen- und Außenrinde gar keine Schwierigkeiten bieten. Wieweit dies zutrifft, ist nicht zu ersehen, da Experimente darüber nicht angegeben sind. Daß jedoch die Membranen der Primärzellen wesentlich größere Permeabilität zeigen als solche mit Suberinlamellen, geht unzweifelhaft aus folgendem Versuch Schwendeners hervor (pag. 15): Wie in einem früher beschriebenen Versuch wurde Tanninlösung durch die Tracheen gesaugt, aber diesmal wurde eine Wurzel gewählt, deren Endodermis Durchlaßzellen führte (Iris germanica). Es zeigte sich nach Einwirkung des Eisensalzes, daß die Tanninlösung durch die Durchlaßzellen hindurchgetreten war, und von diesen Punkten aus verlor sich die Tintenfärbung allmählich in der Außenrinde. Auch Chlorzinkjod und Jod treten bei Einwirkung von außen ohne weiteres durch die Durchlaßzellen in das Innere des Zylinders (pag. 9, 16).

Junge Endodermen, führt Schwendener aus, sollen jedoch mitunter bereits das Vordringen des Jods hindern, so daß dies erst nach 1½ Stunden in den Zylinder eindringt. Leider kann man nicht ersehen, ob es sich hier um primäre oder bereits sekundäre Endodermen handelt. Jedenfalls ist er der Meinung, daß die Impermeabilität der Endodermis erst mit fortschreitender Entwickelung allmählich wächst. Dies erscheint nicht unglaublich, wenn man sich erinnert, daß ja die Suberinlamelle vermutlich aus einem Körper besteht, der sich langsam chemisch verändert und erst allmählich seine typischen Eigenschaften erwirbt. Im Zusammenhang mit dieser Erscheinung ist Schwendener der Ansicht, daß Endodermen, deren Zellen Tüpfelkanäle besitzen (Palmen, Potameen, Gramineen), während der Ausbildung der letzteren noch den Stoffaustausch zwischen Innen- und Außenrinde gestattet haben, so daß derselbe durch die Tüpfel begünstigt würde und die Suberinlamelle quasi als Schließhaut im Tüpfel wirken müßte. Dort, wo die Tertiärlamellen keine Tüpfelkanäle ausgebildet haben, soll der Stoffaustausch durch die Zellen zur Zeit der Bildung der Lamellen bereits eingestellt gewesen sein (Wurzeln von Dracaena, Cordyline, Iris usw.). Doch erscheint es durchaus unwahrscheinlich, daß der Stoffaustausch völlig eingestellt wird.

Bei den Versuchen Schwendeners ist nichts über den Lebenszustand der Zellen gesagt. Doch geht aus den Experimenten mit Jodwasser hervor, daß man es mit abgetöteten Zellen zu tun hat. Denn nach Rufz de Lavison (1910, pag. 237) vermag dieses Reagens lebendes Zytoplasma nicht zu durchdringen, sondern wandert lediglich in den Zellwänden des lebenden Gewebes. Da nun Schwendener die Färbung der Stärkekörner als Indikator für das Vordringen der Lösung benutzt, so muß das Jod also ins Innere der Zellen gedrungen sein, was nur im toten Gewebe möglich ist. Wenn nun in dem angegebenen Versuch die Jodlösung an der Endodermis Halt macht, so hat man es offenbar mit einer Wirkung der Suberinlamelle zu tun. Daß dieselbe für gewisse Stoffe impermeabel ist, ergibt sich weiter aus der

angeführten Tatsache, daß Tannin von den primären Durchlaßzellen einer Endodermis durchgelassen wird, von deren sekundären Zellen jedoch nicht. So geht als wesentlichstes Moment aus den Schwendener'schen Versuchen hervor, daß die Suberinlamelle in der Tat imstande ist, gewisse Stoffe am Durchtritt durch die Endodermis zu hindern.

In neuester Zeit sind weitere Untersuchungen über die Permeabilität der Endodermis durch Rufz de Lavison (1911) angestellt. Er weist auf analytischem Wege nach (pag. 201), daß eine Erbsenpflanze mit intakten Wurzeln weit weniger Ca $(NO^3)^2$ aufnimmt, als eine solche, deren Wurzeln durch kochendes Wasser getötet wurden, obgleich erstere viel stärker transpiriert. Andererseits wird Ca Cl^2 von einer Erbsenpflanze durch eine intakte Wurzel langsamer aufgenommen als das Wasser, in dem das Salz gelöst ist (pag. 202), was daraus hervorgeht, daß die dargebotene Lösung sich konzentriert. Im Gegensatz dazu nehmen abgeschnittene Zweige Wasser und Salz gleichschnell auf, und zwar mit Leichtigkeit, so daß Calcium nach einiger Zeit in allen Geweben nachzuweisen ist. Aus den Versuchen geht hervor, daß die lebende Wurzel auf das Eindringen gewisser Stoffe in die Pflanze retardierend wirkt. Für diese Wirkung macht Rufz de Lavison (pag. 202) vor allem die Endodermis derselben verantwortlich und zwar nimmt er an, daß das Zytoplasma der Endodermzellen diese Stoffe zurückhalte, da getötete Wurzeln die Salzlösung ungehindert in die Achse treten lassen. Da jedoch der Tod durch kochendes Wasser bewirkt wurde, so ist mir recht wahrscheinlich, daß durch Dampferzeugung die Gewebe der Wurzel zerrissen wurden und so die Salzlösung durch Verletzungen der Endodermis freien Eintritt in die Tracheen fand. Rufz de Lavison sagt an anderer Stelle (pag. 204, Anm.) selbst, daß er keine speziellen Eigentümlichkeiten des Endodermzellenprotoplasten annehme. Auf Grund der Tatsache, daß Plasmolyse in den Endodermzellen gegenüber dem umliegenden Gewebe etwas verzögert eintritt, hier also sicher die Suberinlamelle retardierend wirkt, kann man wohl mit mehr Wahrscheinlichkeit annehmen, daß auch in den angeführten Experimenten die Suberinlamelle die Verzögerung bewirkt haben mag.

Permeabel ist die Endodermzelle (und somit auch die Suberinlamelle) nach Rufz de Lavison (1910, pag. 240) für eine ganze Anzahl von Stoffen und zwar solchen, die den Protoplasten einer Zelle überhaupt zu passieren vermögen. Der Autor stellte die Experimente hauptsächlich mit Ammonium-Sulfocyanür-Lösung (1 : 2000 bis 1 : 100 000) an (pag. 238). Die betreffende Wurzel wurde zunächst während 24 Stunden in destilliertes Wasser getaucht und darauf dieses vorsichtig durch die Versuchslösung ersetzt, wobei jede Verletzung der Wurzel vermieden wurde. Nach einiger Zeit zeigte sich nach Behandlung der Querschnitte mit Nessler'schem Reagens, daß die Lösung alle Gewebe gleichmäßig durchdrungen und die Endodermis dem Vordringen keine Grenze gesetzt hatte. Alle Protoplasten waren gefärbt.

Weiter führt Rufz de Lavison (1910) den Nachweis für die völlige Impermeabilität des Caspary'schen Streifens (cadre subérisé [1]), die ja schon aus den Schwendener'schen Versuchen bis zu gewissem Grade ersichtlich wird. In den Experimenten von Rufz de Lavison wird verfahren wie eben beschrieben (pag. 228), aber mit Lösungen solcher Stoffe (Salze, Farbstoffe, pag. 237), die nur in den Zellwänden des betreffenden Gewebes zu wandern imstande sind, den Protoplasten jedoch nicht zu durchdringen vermögen. Als Versuchsobjekt dient wieder die Erbse und als Beispiel der Versuchslösung eine solche von Eisensulfat. Bei Anwendung einer Konzentration von 1 : 5000 ist die Wurzel bereits nach 24 Stunden abgestorben und ein Querschnitt färbt sich mit Blutlaugensalz durchweg (pag. 229, Fig. 1—2). Wird eine Konzentration von 1 : 15 000 bis 1 : 20 000 verwandt, so zeigt sich nach Behandlung der Querschnitte mit rotem Blutlaugensalz nach Zusatz von etwas Salzsäure eine Lokalisierung der auftretenden Blaufärbung in den Zellwänden, die das Eisensalz gespeichert haben, und zwar sind dies nur die der Außenrinde und der äußeren Hälfte der Endodermis bis zum Caspary'schen Streifen. Die innere Hälfte der Endodermzellwände, die Zellwände des Zentralzylinders sowie sämtliche Protoplasten sind ungefärbt (pag. 231, Fig. 6—7). Das Salz vermag also nicht in den Zentralzylinder einzudringen. Nur in das untere offene Ende desselben ist etwas Eisensulfat eingetreten (pag. 230, Fig. 3—5). Schneidet man die Spitze der Wurzel ab und läßt die Eisensulfatlösung infolge der Transpiration der Blätter in den Zentralzylinder

[1]) Es ist seltsam, daß sich manche Autoren noch immer nicht der Idee haben entschlagen können, der Caspary'sche Streifen sei „verkorkt".

aufsaugen, so zeigt sich, daß die Eisenreaktion in diesem wiederum nur bis zum Caspary'schen Streifen, nicht in der Außenrinde erfolgt (pag. 234, Fig. 8—9). Die Zellwände embryonaler Endodermzellen, die also noch keinen Caspary'schen Streifen besitzen, stellen der Wanderung des Salzes kein Hindernis entgegen. In gleicher Weise verhalten sich Wurzeln von Mais, Bohne und Raps.

Eine Erbsenwurzel bleibt nach 24 stündigem Verweilen in einer Lösung der angegebenen Konzentration turgeszent, gibt aber, nachdem sie wieder in reines Wasser gebracht ist, ihr Längenwachstum auf, und oberhalb bildet sich eine neue Wurzel. Doch auch bei Anwendung einer Konzentration von 1 : 280 000, wobei sich keinerlei toxische Wirkung mehr zeigt, sind noch die nämlichen Erscheinungen auf dem Querschnitt wahrzunehmen (pag. 232).

Als höchst bemerkenswert sei hier noch die Tatsache erwähnt, daß sich auch die Interkutis der Wanderung des Eisensalzes entgegenstellt (pag. 236). Wurzeln, die dies Gewebe besitzen (Hyazinthe), nehmen das Eisensalz nur im Epiblem auf (l. c., Fig. 10—13). An Stellen, an denen eine Interkutis noch nicht gebildet ist, verhält sich die Außenrinde wie oben. Doch nicht nur für Stoffe, die zur Kategorie des Eisensulfats gehören, ist die Interkutis impermeabel, sondern auch für das vorher erwähnte Ammonium-Sulfocyanür (pag. 238).

Die Suberinlamelle der Endodermis scheint hingegen für die Wanderung des Eisensulfats keine Grenze zu bilden, da, wie oben erwähnt, tote Wurzeln völlig davon durchdrungen werden.

Faßt man die vorliegenden Resultate kurz zusammen, so kann man bis jetzt sagen: Stoffe, die lediglich in den Zellwänden des lebenden Gewebes zu wandern imstande sind, vermögen die Endodermis nicht zu passieren, da sie durch den impermeablen Caspary'schen Streifen aufgehalten werden. Solche Stoffe, die vom lebenden Protoplasten aufgenommen werden, können in ihrer Wanderung eine Verzögerung durch die Endodermis erleiden, entweder durch die Wirkung des Protoplasten der Endodermzellen oder wahrscheinlicher durch deren Suberinlamellen. Schließlich können gewisse Stoffe auch durch die Suberinlamellen an der Durchquerung der Endodermis gehindert werden.

Zum Beweis, daß auch die Durchlässigkeit für Wasser in der Endodermis unter Umständen stark gedrückt sein kann, führt Schwendener (pag. 8) die Tatsache an, daß solche Pflanzenteile, bei denen die Endodermis durch Absterben der Außenrinde zur äußersten lebenden Schicht geworden ist, beim Liegen an der Luft nur langsam vertrocknen. De Vries (1886) macht in bezug auf Wasserdurchlässigkeit ein Experiment, indem er in das Innere einer abgeschnittenen Wurzel Wasser preßt, das nur an solchen Stellen nach außen tritt, an denen die Endodermis verletzt ist (zit. nach Rufz de Lavison 1910, pag. 227).

Bezüglich der mechanischen Funktion der tertiär verdickten Endodermis ist Schwendener der Ansicht, daß sie als Festigungsmittel der ganzen Wurzel dient, was jedoch sehr anzuzweifeln ist. Vielmehr werden die Tertiärauflagerungen vornehmlich einen Wert für die Festigkeit der einzelnen Endodermzellen haben. Wie ich schon zeigte, weist ja zumal die besondere Form der Tertiärverdickung, die tertiäre Stützwand, deutlich auf Unterstützung der Endodermzelle gegen radialen Druck hin. Man muß bedenken, daß die Endodermis an einer recht exponierten Stelle liegt, die für ein wichtiges, der Stoffregulation dienendes Organ wohl kritisch werden könnte. So wird von innen durch das sekundäre Dickenwachstum ein ständiger Druck auf die Endodermis ausgeübt, dem die Außenrinde wohl einen gewissen Widerstand entgegensetzen wird. Daher mögen die tertiären Stützwände auf die von innen an die Zelle stoßenden Wände Bezug nehmen. Ferner mag damit zusammenhängen, daß bei ungleichseitiger oder einseitiger Tertiärverdickung wohl ausschließlich die Innenwand betont ist.

Die Durchlaßzellen in tertiären Endodermen weisen mitunter im Querschnitt eine bikonkave Gestalt auf (vergl. Taf. I; Fig. 11, D. Taf. IV; Fig. 25, D), woraus sich entnehmen läßt, daß sie gegenüber dem umgebenden Gewebe einen etwas geringeren Turgor haben, ein Fall, der wahrscheinlich auch in den übrigen Endodermzellen eintreten, sich aber nicht in dem Maße geltend machen wird, denn die Tertiärlamellen werden unter solchen Verhältnissen die Endodermzellen gegen Kollabieren schützen. Man wird in dieser Ansicht bestärkt, wenn man beobachtet, daß die Durchlaßzellen nie zu zweit nebeneinander

liegen, denn die benachbarten verstärkten Zellen würden dann den schwachen Zellen keinen Schutz mehr gewähren können. Höchstens kommen die Durchlaßzellen in einreihigen, kurzen Vertikalketten vor, also längs untereinander gereiht (s. auch Schwendener, pag. 14), und das würde ja keine so erhebliche Schwächung der Schutzwirkung ergeben. Abgesehen von dieser radialen Versteifung brauchen die Endodermzellen die Tertiärverdickungen sicherlich auch gegen seitliche Deformation. Man bedenke, daß die Endodermis zwischen Zylinder und Außenrinde liegt, also an der Grenzzone von mitunter ganz enormen Gewebespannungen, die ja sogar zu gleitendem Wachstum zwischen diesen Geweben führen können.

III. Teil.

Das Polyderm.

Zusammenfassung.

Die wichtigsten der Resultate des vorliegenden Abschnittes meiner Arbeit lassen sich kurz folgendermaßen zusammenfassen (siehe auch Mylius 1912):

Viele der bisher als Periderm beschriebenen Gewebe haben sich als Polyderm erwiesen, und zwar tritt dieses Gewebe auf bei den Rosoideae, Neillieae, Hypericaceae, Lythraceae, Melastomaceae, Myrtaceae, Oenotheraceae.

Unter einem Polyderm verstehen wir ein in ständiger Erneuerung begriffenes, lebendes Gewebe, das sich zusammensetzt aus einer Folge von in Intervallen nacheinander entstandenen Polydermlamellen, die alle untereinander genetisch im Zusammenhang stehen. Eine Polydermlamelle ist eine in einem bestimmten Entwickelungsgange entstandene Gewebelamelle, die sich im vollkommensten Falle, von außen her betrachtet, zusammensetzt aus 1. Zwischengewebe, 2. einer Folgeendodermis, 3. der Initialschicht für die ferner anzulegende Polydermlamelle. Bei Polydermlamellen, die nach innen bereits mit anderen im Verbande stehen, fehlt die Initialschicht. — Das Polyderm umfaßt durchschnittlich zwei Polydermlamellen, wenn die Endodermen derselben ganz geschlossen sind, drei, wenn die Endodermen Durchlaßzellen besitzen. — Das Zwischengewebe ist im allgemeinen zwei bis drei Zellenschichten dick. Die Mächtigkeit desselben wechselt gleichsinnig mit der Dicke des jeweiligen Pflanzenteiles. Das Zwischengewebe besitzt stets Interzellularen, sofern die Zellen nicht metakutisiert sind. Es ist stets von den anderen Geweben völlig abgeschlossen durch die dazu gehörige Polydermendodermis. In Polydermlamellen, die in unfertigem Zustande vom Winter überrascht sind, ist dies dadurch erreicht, daß die Ränder der bis dahin vorhandenen Endodermpartien nach außen umgebogen sind und der vorigen Endodermis anliegen. Die Wände der Zwischengewebezellen bestehen fast immer aus reinen Kohlehydraten, doch können sie auch stellenweise metakutisiert, verholzt sowie gleichzeitig sklerotisch sein. — Die Polydermendodermen entsprechen morphologisch und physiologisch prinzipiell den bekannten Eigenschaften der Wurzelendodermen. Die Endodermen des Polyderms können entweder bis zum Tertiärstadium entwickelt sein, wobei tertiäre Stützwände vorhanden sein können, oder es wird nur das Sekundärstadium erreicht. In einigen Arten zeigt sich partielle Suberinauflagerung. — Die Zellen des Polyderms sind in äußerst regelmäßige Radial- und Tangentialreihen geordnet. Die Form der Polydermzellen ist die einer vierkantigen Säule mit mehr oder minder schräg gestellten Endflächen. Die Hauptausdehnung fällt mit der Längsachse des Pflanzenteils zusammen. Auf dem Tangentialschnitt hat die Zelle die Form eines Trapezes, auf dem Querschnitte die eines Rechteckes. Die Endodermzellen können auf dem Querschnitt ihre Hauptausdehnung in radialer oder tangentialer Richtung haben. Die Zwischengewebe und Initialzellen sind radial nie mehr als tangential gestreckt. — Oxalatkristalle kommen im Polyderm nie vor, wohl aber Stärke. — Das abgestorbene Polydermgewebe hat eine äußerst geringe Festigkeit und Elastizität und ist nur in sehr geringer Mächtigkeit vorhanden.

Eine Polydermlamelle kann bei ihrer Längsausdehnung 1. dem Spitzenwachstum folgen, 2. kann ihre Ausdehnung in umgekehrter Richtung zur Basis hin erfolgen, und 3. kann die Tendenz zur gleich-

zeitigen Bildung auf einer ganzen Strecke des Pflanzenteils vorhanden sein. Im Polydermmeristem sind zwei Typen der Teilungsfolge zu unterscheiden: Derjenige der Rosoideen, und die zentripetale Teilungsfolge, die sich bei allen andern Familien findet. — Bei der Entwickelung der Polydermendodermis machen deren Zellen mitunter ein starkes Radialwachstum durch, wobei die Suberinlamelle mitwächst. — Zur Polydermendodermis wird die zweitinnerste Schicht des Polydermmeristems. Die innerste, der Polydermendodermis stets unmittelbar anliegende Schicht wird zur Initialschicht, und die Zellenlagen außerhalb der Polydermendodermis werden zum Zwischengewebe. — Die zu einer Polydermlamelle gehörige Initialschicht geht nicht eher wieder in Teilung über als bis die betreffende Polydermendodermis mindestens sekundär geworden ist. Meist wird aber erst noch eine längere Ruhepause innegehalten. — Submerse Polyderme können lakunös werden; derartige Polyderme sind als Aerenchym beschrieben worden. — Nach Ausbildung von durchschnittlich zwei bis drei Endodermen bis mindestens zum Sekundärstadium erfolgt Absterben der Außenrinde. Dabei zählt die Wurzelendodermis und eventuell vorhandene Zylinderendodermis, gleich einer Polydermendodermis mit. — Im Maße der weiteren Neubildung von Polydermendodermen sterben sukzessive von außen nach innen die Schichten des Polyderms ab, so daß immer die ursprüngliche Endodermenzahl gewahrt bleibt. Dabei wird die jeweils äußerste lebende Zellschicht von einer Endodermis gebildet. Niemals gehen zwei Endodermen auf einmal zugrunde. Vor dem Absterben wird die Stärke aus den betreffenden Geweben entfernt. — Im Jahre werden durchschnittlich drei, in Extremfällen ein bis sieben Polydermendodermen angelegt. Die Lebensdauer derselben beträgt durchschnittlich ein Jahr, doch kann sie sowohl geringere Zeit als mehrere Jahre umfassen.

Das abgestorbene Polydermgewebe wird möglichst vom Polyderm abgetrennt. Wo dies nicht schnell genug von statten geht, tritt an unterirdischen Organen in den toten Endodermzellen Suberinlösung ein. Das lösende Agens wandert von dem lebenden Polyderm aus in den toten Zellwänden nach außen. Es vermag nicht durch den Caspary'schen Streifen zu wandern.

Je nach der Teilungsfolge sind zu unterscheiden das Rosoideenpolyderm und das zentripetale Polyderm. Weiterhin unterscheiden sich Polyderme mit unbegrenztem Wachstum, bei denen die Zahl der zur Entwicklung gelangten Polydermlamellen unbeschränkt ist, und Polyderme mit begrenztem Wachstum, die nur eine bestimmte Zahl von Polydermlamellen erzeugen, worauf keine Neubildung mehr erfolgt. Wo letzteres vorkommt, zeigt sich immer wiederholte Polydermbildung, indem in sukzessive tieferen Schichten neue Polyderme entstehen. Die nachgefolgten Polyderme gleichen dem Erstlingspolyderm.

Die ursprüngliche Initialschicht für die Bildung des Polyderms mit unbegrenztem Wachstum und des Erstlingspolyderms bei wiederholter Polydermbildung ist die äußerste Zellschicht des Zentral- resp. Leitbündelzylinders. Die Initialzellschicht für die nachgefolgten Polyderme ist immer einige Zellschichten nach innen vom vorigen Polyderm entfernt und liegt meist unter einem Sklerenchymring. — Polyderm kommt nur in Achse und Wurzel vor. Pflanzen, die Polyderm besitzen, bilden dies Gewebe stets in der Wurzel und in dem eventuell vorhandenen Rhizom, jedoch nicht immer in der oberirdischen Achse. — Die Polydermendodermen weisen in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht vielfach die engsten verwandtschaftlichen Beziehungen zu Wurzel- und Zylinderendodermen auf. Die verschiedenen Endodermen setzen sich nicht selten ineinander fort.

Pflanzen, die Polyderm führen, bilden nie Wundperiderm. — Das Polyderm ist in morphologischer und physiologischer Beziehung durchaus verschieden vom Periderm und hat nichts mit diesem zu tun. Ein dem Phelloderm analoges Gewebe kommt beim Polyderm nicht zur Ausbildung.

Historisches.

Seitdem Sanio (1860, pag. 102) eine Bemerkung über die Existenz eines hyalinen, tangential in der Korkzelle von Melaleuca stypheloides ausgespannten, wellig verunebneten Ringes machte, tauchten in der Literatur hin und wider Beobachtungen ähnlicher Art an den Korkzellen auch anderer Gattungen

und Familien auf. Immer handelt es sich dabei um vermeintlichen Phelloidkork, in dem eine stets einschichtige Korkzellage mit ein- oder mehrschichtigem Phelloid abwechselt. Die eigenartige Ringbildung trat immer nur in den Korkzellschichten auf. Sanio (1860, pag. 102) gibt an, daß dieser Ring sich mit Chlorzinkjod gelb färbe und einer partiellen, ringförmigen Verdickung der Korkzellwand entspräche.

V. Höhnel (1877, pag. 565) läßt sich über diese Erscheinungen folgendermaßen aus: Die Primärmembran fehlt in einer meist mittleren, gürtelförmigen Zone der radialen Wand vollständig. Die Radialwand der Zellen ist an dieser Stelle verkorkt. Mazeriert man die betreffenden Zellen in Chromsäure, so lösen sich ihre Tangentialwände voneinander, wohingegen dies an den Radialwänden nicht auf der ganzen Breite der Wandung geschieht, diese vielmehr mit dem gürtelförmigen, verkorkten Stück fest aneinander haften bleiben.

Selbst noch Prodinger (1910) sieht in dieser Erscheinung eine Verdickung der Suberinlamelle unter Einbeziehung der Primärmembran, während Bouygues (1900, pag. C) bereits von einem verholzten Streifen in der Radialwand (bei den Poterieen) spricht.

Douliot (1889) erkennt das Auftreten von Wellungen der Radialwand der Korkzellen („assise plissée") bei einer ganzen Anzahl von Gattungen, vornehmlich den Rosaceen, Myrtaceen, Oenotheraceen und Hypericaceen. Er weist auf die Ähnlichkeit dieser Wellungen mit denen der Endodermzellenmembranen hin.

Weiß (1890, pag. 37) erscheinen die betreffenden Korkzellen in morphologischer wie physiologischer Hinsicht durchaus gleichwertig den Endodermzellen. Er reiht den phelloidführenden Pflanzen, in denen das gefaltete Gewebe vorkommt, noch die Melastomaceen an. Weiter gibt er an, daß das Phelloid dieser Pflanzen wesentlich verschieden sei von demjenigen anderer Phelloidkorke, z. B. von Boswellia, Pinus, Evonymus, Ulmus usw. (pag. 5). Auch erkennt er wenigstens bei den Rosaceen eine Genese des gefalteten Gewebes, die auf keine der Sanio'schen Korkbildungstypen paßt. Doch wird hier, wie auch in den weiter unten zur Besprechung kommenden systematischen Arbeiten das in Frage stehende Gewebe als Kork beschrieben. Grosser (1898, pag. 32, 33) jedoch wird durch das Vorhandensein von Zellulosezellen und Interzellularen in diesem Gewebe dazu angeregt, darin eine enge Beziehung zum Aerenchym zu erblicken, während Günther (1905, pag. 10) die Zelluloseschichten direkt als rudimentäres Aerenchym ausgibt.

Bei meinen Untersuchungen zeigte sich jedoch, daß in allen diesen Fällen ein eigenartiges, in seiner Natur noch nicht erkanntes Gewebe vorliegt, das ich in den folgenden Ausführungen nach Vorschlag von Herrn Prof. Meyer P o l y d e r m nennen will.

Einleitung.

Äußere Morphologie von Comarum palustre und Andeutung über das Polyderm dieser Pflanze.

Da ich zur Beschreibung des Polyderms in vielen Punkten Comarum palustre als instruktivstes Beispiel gewählt habe, so will ich zunächst flüchtig die äußere Morphologie dieser Pflanze, soweit es zur Orientierung nötig ist, angeben: Comarum ist eine auf hohe Feuchtigkeit angewiesene, mehrjährige Pflanze. Sie besitzt ein Rhizom, das teils über, teils unter der Bodenoberfläche hinkriecht, oder im Wasser und Schlamm eingebettet ist. Die jüngsten Internodien, etwa 15 cm des Sprosses, sind etwas aufgerichtet, so daß der Vegetationspunkt sich etwa Handbreit über dem Boden oder dem Wasser befindet. Liegt das Rhizom auf nassem Untergrund, so bilden sich an den Knoten dichte Büschel von fadenförmigen Nebenwurzeln. Auf trockenem Boden jedoch, wenn sich das Rhizom z. B. auf trockene Uferböschungen schiebt, unterbleibt die Wurzelbildung.

Der Durchmesser des Rhizoms beträgt bei gut ausgebildeten Exemplaren etwa 5—6 mm. Er ist bereits etwa 7 cm hinter dem Vegetationspunkt erreicht und verändert sich dann wenig, bis etwa zum Ende des vierten Jahrganges, wo er durch Abblättern toten Gewebes infolge von Polydermbildung sich verringert. Die Knoten sind nur wenig verdickt. Jährlich werden zehn bis zwölf Internodien gebildet,

die von sehr verschiedener Länge sind, je nach der Zeit ihres Entstehens. Die ersten Internodien im Frühjahr besitzen eine Ausdehnung von häufig nicht mehr als 5 mm. Das vierte bis fünfte Internodium hat bereits die normale Länge von bei kräftigen Sprossen 8—9 cm. Im Herbst nimmt das Wachstum entsprechend ab, so daß man leicht die einzelne Jahresproduktion erkennen kann. Sie ist etwa 50—60 cm lang. Doch bringen schwächere Individuen gelegentlich nicht mehr als 20—25 cm fertig.

Ein Rhizomzweig blüht nach meist drei Jahren, und zwar schließt er mit einer Blüte ab. Nach Vollendung des vierten Internodiums des dritten Jahrganges beginnt sich der Vegetationspunkt zur Blütenstandsachse auszubilden. Die Internodien richten sich senkrecht auf, strecken sich bis zu 9—13 cm und sind dünner. An den Knoten bilden sich blütentragende Zweige. Zwischen dem vierten und fünften Internodium, also da, wo sich die Achse aufrichtet, bildet sich sehr bald ein Zweig, der das Rhizom fortsetzt. Der viel schmächtigere Blütenstand wird dadurch zur Seite gedrängt. Dieser Zweig, dessen Knospe sich mit großer Regelmäßigkeit am Ende nur des vierten Internodiums bildet, besitzt die Eigentümlichkeit, daß er nur sechs bis acht Internodien bis zum Eintritt der Winterruhe erzeugt, so daß zusammen mit den vier vom Hauptsproß gebildeten also wiederum zehn bis zwölf Indernodien zu beobachten sind. Alle anderen Rhizomzweige bilden die normale Zahl von zehn bis zwölf Internodien. Der oberirdische Teil der Achse geht später zugrunde und die Narbe der Verzweigung ist dann nur noch schwer zu finden.

Die Blattstellung ist ½, wie an den ersten, um den Vegetationspunkt (Taf. II; Fig. 19, V) herumstehenden Blättern (1, 2, 3) zu erkennen ist. Die Blätter sind später etwas nach der Oberseite des Sprosses herumgerückt, so daß die ½-Stellung nicht mehr deutlich erscheint. Mit dem fortschreitenden Wachstum des Rhizoms sterben die Blätter allmählich ab, so daß nur immer etwa die letzten fünf bis sechs Knoten lebende Blätter besitzen, die mit einer weiten, etwas geöhrten Blattscheide um den Stamm greifen.

Der Sproß besitzt an seinen jungen Internodien, etwa den ersten fünf, grüne Farbe und glatte glänzende Oberfläche. Von dem Punkt an, an dem die Außenrinde bei einem gewissen Stadium der Polydermbildung abgestorben ist, geht die Farbe des Rhizoms in rötlichbraun über. Durch das Vertrocknen und Zusammensinken des Gewebes entstehen auf der Oberfläche längslaufende Furchen. Im Herbst schreitet das Absterben der Rinde bis zur Knospe fort, da das Spitzenwachstum sich mehr und mehr verringert. Das gesamte Individuum, das reichlich Verzweigungen aufweisen kann, erreicht nicht selten eine Länge von einigen Metern und es ist fast unmöglich, eine Pflanze in ihrer ganzen Ausdehnung zu gewinnen, da sie einen bedeutenden Bodenkomplex bespannen kann, doch scheinen Pflanzenteile, die ein Alter von etwa sechs Jahren erreicht haben, allmählich zugrunde zu gehen. Jedenfalls habe ich nie ältere Jahrgänge auffinden können.

Wenn man einen Querschnitt einer einjährigen Wurzel oder eines einjährigen Rhizoms von Comarum palustre mit Eau de Javelle und darauf mit Sudan III behandelt, so gewahrt man bei geringer Vergrößerung eine Anzahl mit überraschender Genauigkeit konzentrisch gestellter Kreise von Zellen, die Suberinreaktion aufweisen. Bei genauerer Prüfung erweisen sich diese als Endodermen mit allen ihren bekannten typischen Merkmalen. Sie sind untereinander getrennt durch ein äußerst regelmäßiges, parenchymatisches Zwischengewebe. Die äußerste Endodermis erweist sich zufolge ihrer Genese und Lage als Zylinderendodermis resp. Wurzelendodermis. Sie nimmt gegenüber den nach innen folgenden Zwischengeweben und Endodermen eine gesonderte Stellung ein, während diese alle genetisch zu einander gehören. Diese letzteren Gewebeschichten gemeinsamen Ursprungs in ihrer Gesamtheit machen das Polyderm aus.

Die aufgeführten morphologischen Merkmale von Comarum palustre sollen zur Erläuterung der folgenden Ausführungen dienen, da ich, wie oben schon angedeutet, diese Pflanze vielfach als Grundlage der Darstellung benutzt habe. Man wird die Durchführung der für Comarum zutreffenden Verhältnisse hauptsächlich in den Abschnitten finden über die Darstellung der Entwicklungsgeschichte, der Wirkung des Wundreizes, der Beziehung der Polydermendodermen zur Wurzelendodermis, und der Morphologie des Polyderms.

Entwicklungsgeschichte des Polyderms.

Unterirdische Achse. Um die Eigenart des Polyderms näher zu zeigen, will ich zunacnst die Anfänge seiner Entwicklung in der unterirdischen Achse verfolgen und zwar an Comarum palustre als Schulbeispiel, das der Hauptsache nach für alle weiteren Fälle Geltung behält.

Ich untersuchte sukzessive Querschnitte durch ein Rhizom, das Ende Juni gesammelt war. In einer Entfernung von 50 mm vom Vegetationspunkt beginnt auf dem ganzen Umkreis die äußerste Schicht des Zentralzylinders, die also der bereits tertiär gewordenen Zylinderendodermis (Taf. I; Fig. 10, E) innen anliegt, in Tangentialteilung überzugehen. Dieser geht eine Streckung der Zellen in radialer Richtung voraus, die in der Weise verläuft, daß nicht die ganze Radialwand zu wachsen beginnt, sondern eine schmale, in der Mitte derselben tangential ringsherum laufende Zone, ähnlich wie bei der Ausbildung eines Phellogens. Auf die Art der Teilungsfolge in dieser Zellschicht werde ich weiter unten eingehen. Die Zellen derselben werden zu Initialzellen des Polydermmeristems, eines Meristems von äußerst gleichförmiger Struktur (Taf. I; Fig. 10), so daß die einzelnen Zellschichten als Kreis in sich zurücklaufen. Vier derartige Schichten bilden sich aus, und darauf kommt die Meristembildung zum Stillstand. Allmählich zeigen sich Interzellularen (J) darin, und das ganze Meristem verstärkt sich etwas. In einer Entfernung von 14 mm vom ersten Auftreten der Teilung bilden sich in der zweitinnersten Zellschicht (d) des Meristems Caspary'sche Streifen (C) aus, mit allen ihren bekannten Eigenschaften und Reaktionen. Hier hat also eine normale Bildung einer Folgeendodermis stattgefunden (vgl. pag. 45). Die Caspary'schen Streifen erstrecken sich wie bei der Zylinderendodermis zunächst über das mittlere Drittel der Radialwand und allmählich fast über die ganze Breite derselben. Die Zellen des Gewebes haben die Größe der Zellen der Zylinderendodermis erreicht, und nun erscheinen nach weiteren 5 mm abwärts die ersten Suberinlamellen und zwar in der bereits für die Zylinderendodermis angegebenen Weise (pag. 43), daß sich zunächst winzige Suberinkügelchen zeigen, die sich zur Lamelle zusammenschließen. Das Sekundärstadium verbreitet sich sehr schnell und wie bei der Zylinderendodermis bleiben eine Anzahl im Primärstadium als Durchlaßzellen bestehen (vgl. Taf. IV; Fig. 25, D). Das Zwischengewebe wird kräftiger und lagert Kohlehydratlamellen auf die Primärmembran auf, bleibt jedoch parenchymatisch und nach kurzem Verlauf wird die Polydermendodermis tertiär. Damit hat die hauptsächliche Entwicklung der ersten Polydermlamelle ihren Abschluß erreicht.

Die, der entstandenen Polydermendodermis innen anliegende Zellschicht (Taf. I; Fig. 10, a), die innerste Schicht des ursprünglichen Meristems, zeigt nun auf etwa 9 cm Spitzenabstand wiederum Teilung zum Polydermmeristem. Dies geschieht niemals und nirgends eher, als bis die vorhergehende Polydermendodermis mindestens sekundär geworden ist. Meist wird aber sogar eine längere Pause eingehalten. Das Polydermmeristem erscheint nicht mehr ganz gleichmäßig auf dem ganzen Umkreis, sondern bildet sich an zwei oder drei Stellen früher aus, so daß es auf eine Entfernung von 1 mm ringsherum geschlossen ist. Der obere Rand desselben ist also in der Längsausdehnung mehr oder weniger lappig oder wellig. In der oben beschriebenen Weise wird dann bald die zweite Polydermendodermis als Folgeendodermis ausgebildet, womit die zweite Polydermlamelle entstanden ist.

Unter einer Polydermlamelle verstehen wir also eine in einem bestimmten Entwicklungsprozeß entstandene Gewebelamelle, die sich von außen nach innen betrachtet zusammensetzt aus Zwischengewebe, einer Folgeendodermis und der Initialschicht der nächstfolgenden Polydermlamelle. Diese letztere Schicht verschwindet natürlich mit ihrer Ausbildung zur Polydermlamelle. Das Polyderm setzt sich demnach zusammen aus einer Folge von in Intervallen nacheinander entstandenen, lebenden Polydermlamellen, die alle untereinander genetisch im Zusammenhange stehen (Taf. I; Fig. 13. Taf. II; Fig. 17. Taf. III; Fig. 28). Die Polydermlamellen ein und desselben Polyderms gehen normalerweise aus der innersten Schicht, doch ausnahmslos aus der der Polydermendodermis innen unmittelbar anliegenden Schicht der vorhergehenden Polydermlamelle hervor, falls eine solche bereits vorhanden ist.

Da die Zellen des Polyderms nach außen hin mit dem fortschreitenden Dickenwachstum des betreffenden Pflanzenteils durch Tangentialwachstum immer mehr gestreckt werden, so tritt in den Initialzellen,

bevor wieder Polydermmeristem gebildet wird, hie und da eine Radialwand auf (Taf. I; Fig. 13, a), die die Entstehung zweier aneinander liegender Initialzellen von dem halben Tangentialdurchmesser bewirkt. Diese nehmen nun jede für sich an der Meristembildung teil.

Im Rhizom von Alchemilla vulgaris beginnt die Teilung der Initialschicht zum Polydermmeristem auf 12 mm Spitzenabstand. Das Meristem bildet sich nicht gleichzeitig auf dem ganzen Umkreise. An einzelnen Stellen ist die Polydermendodermis bereits sekundär ausgebildet, während an andern die Meristembildung noch nicht begonnen hat. Während im allgemeinen der Caspary'sche Streifen erst in Erscheinung tritt, nachdem die Meristemtätigkeit endgültig beendet ist, wie dies bei Comarum gezeigt war, teilen sich bei Alchemilla mitunter die bereits im Primärstadium stehenden Endodermzellen noch einmal, indem außerhalb des Caspary'schen Streifens eine Tangentialwand entsteht, so daß noch eine parenchymatische Zwischengewebezelle abgeschnürt wird.

Im Rhizom von Potentilla alba sind die ersten Zeichen der Polydermbildung bei 11 mm Spitzenabstand zu beobachten, worauf sehr schnell das Primär- und fast unmittelbar darauf das Sekundärstadium der Polydermendodermis eintritt.

Bei Fragaria vesca zeigt das Rhizom bei 10 mm Abstand vom Vegetationspunkt die ersten Teilungen zur Polydermlamelle und bei 14 mm erscheint das Sekundärstadium der Endodermis, bei 16 mm Abstand beginnt bereits die zweite Polydermlamelle und bei 25 mm die dritte.

Im Rhizom von Sanguisorba officinalis bildet sich die erste Polydermlamelle bereits bei 1,5 mm Spitzenabstand.

Rosa spinosissima läßt im unterirdischen Ausläufer bei 5 cm Spitzenabstand Polydermbildung erkennen, und die zweite Polydermlamelle beginnt bei 8 cm.

Diese Entfernungen vom Vegetationspunkt sind gemessen während der Hauptentwicklungsperiode, also Juni und Juli. Gegen Ende der Vegetationszeit verschieben sie sich oft bedeutend nach dem Vegetationspunkt hin. So reicht die erste Polydermendodermis, z. B. bei Comarum palustre, im Winter bis in die Knospe und endet etwa 3 mm vor dem Vegetationspunkt, während die Zylinderendodermis sie nur um 0,5 mm überragt. Die zweite Polydermendodermis geht bis auf etwa 11 mm an den Vegetationspunkt heran. Alle Endodermen werden mindestens bis zum Sekundärstadium ausgebildet, so daß embryonale oder primäre selbst dicht vor dem Vegetationspunkt nicht anzutreffen sind. Die Polydermendodermen legen sich mit ihren oberen Rändern, bevor sie ihr Wachstum aufgeben, an die vorhergehende Endodermis an, wenn sie nicht beizeiten bis dicht vor den Vegetationspunkt differenziert sind. Im letzteren Falle nimmt die Polydermendodermis ihr Spitzenwachstum gleichzeitig mit dem Vegetationspunkt im nächsten Jahre wieder auf, ebenso wie die Zylinderendodermis. Dies kommt z. B. in dem Schema (Taf. IV; Fig. 30) des Endodermenverlaufs von Comarum palustre zum Ausdruck: Die Zylinderendodermis (Z) geht allenthalben glatt durch die Grenzen (A und B) der Jahresproduktionen (I, II, III) hindurch. Die erste Polydermendodermis (1) hingegen läuft nur aus dem vorvorigen (III) in den vorigen (II) Jahrgang glatt hinein. Hier war sie bis zum Winter vermutlich bis an den Vegetationspunkt herandifferenziert. Im Übergang (A) vom vorigen zum laufenden Jahrgang (I) hat sie sich jedoch an die Zylinderendodermis angelegt (d) und setzt ihr Wachstum im laufenden Jahrgang nicht fort, sondern hier beginnt eine neue Polydermendodermis nach oben, die sich nicht an die vorige ansetzt, sondern über sie hinwegläuft. Doch kommt es vor, daß die neue Polydermendodermis sich an die ältere anlegt, indem sie sich nach unten an letztere herandifferenziert und damit ihr Wachstum in dieser Richtung aufgibt. Dies ist z. B. bei der vierten Polydermendodermis (4) im vorvorigen Jahrgang (III) zu beobachten (e).

Wie sich aus der Skizze weiter ergibt, vermögen sich die Polydermendodermen in verschiedener Weise zu differenzieren. Erstens (i) folgen sie dem Spitzenwachstum, genau wie dies stets bei der Zylinderendodermis (Z) stattfindet. Zweitens können sie sich aber auch umgekehrt, also basal entwickeln. Dies geschieht bei der zweiten Polydermendodermis des laufenden Jahrganges. Sie differenziert sich als dritte des vorigen Jahrganges in diesem nach unten (f). Ferner zeigt sich dies in der sechsten Polydermendodermis des vorvorigen Jahrganges (III, bei f). Die Differenzierung in basaler Richtung erfolgt langsamer als in apikaler. Im Gegensatz zu diesen sukzessiven steht eine dritte Art der Entwicklung, die die zweite

Polydermendodermis des vorigen Jahrganges (II) aufweist (g). Hier ist keine Entwicklung nach einer bestimmten Richtung hin zu verfolgen, sondern die Tendenz zur Endodermbildung ist auf einer ganzen Strecke der Achse vorhanden, d. h. über eine ganze Strecke hin zeigt sich da und dort Meristembildung, worauf kleine Partien von Endodermen allenthalben entstehen, die sich nach allen Seiten hin ausbreiten, bis sie sich zu einer zusammenhängenden Endodermis vereinigt haben. Das ist hier im untersten Teil dieser Endodermis bereits geschehen. Die Tendenz zur Bildung einer Polydermendodermis macht sich zuerst im ältesten Teil einer Jahresproduktion geltend und von hier aus weiter nach oben, und eventuell nach unten hin. Selten habe ich diese Bildungsweise im laufenden Jahrgang beobachtet. Wird eine solche Endodermbildung von der Winterruhe überrascht, so legen sich auch hier die Ränder der Endoderminseln ringsum an die nächstäußere Endodermis an. Dies ist an der zweiten Polydermendodermis der vorvorigen Jahresproduktion (III) zu erkennen (h). (Vgl. Taf. III; Fig. 26, P. Taf. IV; Fig. 25, P.)

Durch das Anlegen freier Endodermränder an die vorige Endodermis vor Eintritt der Winterruhe wird das Zwischengewebe der einen Polydermlamelle von der darauf folgenden resp. vom umgebenden Gewebe völlig getrennt.

Oberirdische Achse. Etwas anders als in der unterirdischen Achse stellt sich das Auftreten der ersten Polydermendodermis beim sukzessiven Untersuchen der oberirdischen Achse von Comarum palustre von oben nach unten hin dar. Der zur Untersuchung der Verhältnisse benutzte blühende Sproß hatte neun diesjährige Internodien nach zwei älteren Jahrgängen. Die vier ersten Internodien waren 0,3 bis 2,5 cm lang. Am Ende des vierten Internodiums war ein vegetativer Zweig gebildet zur Fortsetzung des Sympodiums. Von da ab waren die Internodien plötzlich 9—13—8,5 cm lang. Am Ende des siebenten Internodiums befand sich der erste Blütenstiel.

Am Ende des fünften Internodiums (von der Basis des laufenden Jahrganges gerechnet) zeigt sich auf dem Querschnitt die Zylinderendodermis im Sekundärzustand bis auf eine Anzahl Durchlaßzellen. Die Siebteile, die von halbmondförmiger Gestalt sind, werden getrennt durch verbreiterte, stark sklerenchymatische Markstrahlen. Diese gehen direkt über in einen Sklerenchymring, der zwischen Siebteil und Zylinderendodermis liegt, und letztere unmittelbar berührt. Weiter nach der Basis zu kommt man an eine Stelle, an der außerhalb des Sklerenchymringes ein oder zwei nicht sklerenchymatische Zellen der Zylinderendodermis anliegen. Je weiter nach unten zu, desto mehr derartiger Zellen treten auf, bis eine einschichtige Zellenlage zwischen Sklerenchym und Zylinderendodermis vorhanden ist, die Unterbrechungen über den primären Markstrahlen zeigt, die, leistenförmig bis zur Zylinderendodermis reichend, stehen bleiben. Das Sklerenchym erscheint immer schwächer ausgebildet und enthält häufig Parenchymzellen. Schließlich sind nur noch einzelne sklerenchymatische Zellen oder Zellgruppen vorhanden. Diese stehen gegenüber den sekundären Markstrahlen und verlieren sich bald ganz. Die primären Markstrahlen hingegen sind als fächerförmig sich verbreiterndes Sklerenchym stehen geblieben.

In der Mitte zwischen denselben bildet die der Zylinderendodermis anliegende Zellschicht ein vierschichtiges Polydermmeristem, doch werden nach den Sklerenchymleisten zu die Zellschichten geringer an Zahl, und sie endigen schließlich in einer einzigen Zelle, die der Zylinderendodermis anliegt. In diesen Meristembügeln tritt in bekannter Weise die Polydermendodermis auf, und zwar von der Mitte des Bügels aus, und ihre Bildung schreitet nach den Enden zu fort. Weiter unten reicht das Sklerenchym der Markstrahlen nicht mehr bis zur Zylinderendodermis und schließlich ist es ganz durch Parenchym ersetzt, das jedoch dieselbe fächerförmige Struktur besitzt. Die Enden der Meristembügel verschmelzen, während in der Mitte derselben die primäre Polydermendodermis bereits beginnt, sekundär zu werden.

In älteren oberirdischen Achsen, in denen bereits die Entwicklung beendet ist, reicht die tertiäre Polydermendodermis bis zu dem Punkt, an dem der Sklerenchymring beginnt, von der Zylinderendodermis zurückzuweichen. Es ist dies etwa die Hälfte des fünften Internodiums.

Das Polyderm differenziert sich also nach oben hinauf in den Blütenstiel soweit, wie noch parenchymatische, also noch teilungsfähige Zellen da sind, und so löst Polyderm und Sklerenchym mit allmählichem Übergang einander ab. Von etwa 10—12 cm Abstand von der Basis des fünften Internodiums, von welchem

Punkte an die Polydermendodermis ringsherum geschlossen ist, ziehen sich also zwischen den Primärmarkstrahlen eine Anzahl Lappen der Polydermlamelle im Internodium aufwärts, die nach kurzer Strecke wieder in Lappen geteilt werden, die ihrerseits zwischen den Sekundärmarkstrahlen ein kurzes Stück hinlaufen, um sich dann mit dem oberen Rand an die Zylinderendodermis anzulegen. Auf dem Querschnitt besitzen die Lappen die Form von Bügeln, die mit den Seitenrändern der Zylinderendodermis anliegen. Der oberirdische Teil des floralen Sprosses führt also nur in seinem untersten Teil, auf etwa 4 cm, Polyderm, und auch hier nur in unvollständiger Ausbildung und nur als e i n e Polydermlamelle.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei Potentilla alba. Auch hier reicht das Polyderm lappig ein kurzes Stück in die oberirdische Achse. In der Basis derselben sind aber bereits zwei Polydermlamellen vorhanden.

Agrimonia eupatoria entwickelt Polyderm 8 mm weit, Cuphea lanceolata 2 cm, Oenothera purpurea 9 cm ($^1/_5$ der Achsenhöhe), Oenothera biennis 10—12 cm weit in die oberirdische Achse hinein, von deren Basis aus gerechnet. Bei Epilobium hirsutum reicht die Polydermbildung bis zur halben Höhe der Achse. Bei Rubus Idaeus differenziert sich das Polyderm, ähnlich wie im Rhizom von Comarum palustre beschrieben ist, in einiger Entfernung hinter dem Vegetationspnnkt, dem Wachstum desselben folgend, und zwar auf 35 cm Abstand. Bei Monochaetum hirtum beträgt dieser Abstand 12 cm, und zwar wird hier das Polyderm zunächst auf der Oberseite der Zweige gebildet und erst später ringsum. Fuchsia coccinea entwickelt das Polyderm in 3—12 cm Abstand vom Vegetationspunkt, Lythrum salicaria in 4 cm, Leptospermum laevigatum in 3 cm, Eugenia Ugni in 0,5 cm und Potentilla fruticosa in 0,3 cm Abstand. Ähnlich verhalten sich Myrtus communis, Rubus phoenicolasius, Rubus reflexus und Stephanandra Tanakae. Die zweiten und dritten Polydermlamellen halten sich in fortschreitend weiteren Abständen vom Vegetationspunkt entfernt. So entwickelt sich z. B. bei Lythrum salicaria die zweite Polydermlamelle auf 15—18 cm, die dritte auf 58 cm Spitzenabstand, etwa 20 cm von der Basis. Die folgenden drei bis vier Lamellen reichen nicht sehr weit in die Höhe. Gegen Ende der Vegetationsperiode schiebt sich natürlich alles mehr zum Vegetationspunkt vor. Die angegebenen Messungen sind im Sommer angestellt.

Bei Melaleuca ericifolia geht mit der Entwicklung des Polyderms eine andere, sonst nirgends beobachtete Erscheinung Hand in Hand, deren Besprechung ich hier gleich mit einfügen will. Auf 5 cm Spitzenabstand treten ein oder zwei Teilwände auf und zwar hier nicht, wie bei anderen Polydermen, auf einer ganzen Strecke der Initialschicht annähernd gleichzeitig, sondern die Zellen teilen sich unabhängig von einander, so daß vielfach keine regelmäßigen Tangentialreihen im Gewebe entstehen, oder die Zellen sich doch erst nachträglich zu Reihen einrichten. Fast gleichzeitig oder etwas später metakutisieren nun hie und da Zellen der Außenrinde, die dem Polydermmeristem außen anliegen. Sie mehren sich sehr schnell nach der Basis zu, und auch die nächst äußeren Zellen beteiligen sich (Taf. III; Fig. 23, a), bis schließlich bei 7 mm Spitzenabstand ein vollständig geschlossener Ring metakutisierter Rindenzellen von zwei bis drei Zellen Breite sich gebildet hat. Mit der Einlagerung der Suberinlamellen vergrößert sich das Lumen der Zellen etwas, so daß sie einander drängen und die Interzellularen dadurch verschwinden (Taf. III; Fig. 23). Gleichzeitig damit tritt eine geringe Radialstreckung ein. Auf etwa 11 mm Spitzenabstand ist der Ring metakutisierter Zellen in seiner Entwicklung beendet. Bei 15 mm Spitzenabstand treten im Polyderm die ersten Caspary'schen Streifen auf; früher oder später metakutisieren auch die Zellen der Polydermlamelle (b) außerhalb der Polydermendodermis (e). Über austretenden Leitbündeln dieser Pflanze treten die beschriebenen Erscheinungen etwas früher und schneller auf. Überhaupt herrscht in bezug auf den Zeitpunkt der Entwickelung auffällig wenig Einheitlichkeit, so daß an Stellen, an denen der Querschnitt bereits die sekundäre Polydermendodermis zeigt, dicht neben dieser die Polydermendodermis noch meristematisch sein kann.

Einen gewissen Anklang an diese eigentümliche Metakutisierung der Rindenzellen fand ich im Rhizom von Fragaria vesca. Hier treten unzusammenhängend und ganz unregelmäßig Metakutisierungen einzeln liegender Rindenzellen in größerer Zahl auf, ohne daß sich jedoch ein Zusammenhang mit dem Polyderm konstatieren läßt.

Wurzel. Hauptwurzel, Wurzelzweig und Nebenwurzel verhalten sich im Prinzip ganz wie die Achse. Eine bestimmte Entfernung der Polydermentwickelung vom Vegetationspunkt anzugeben, ist nicht angängig, da darin eine allzu große Verschiedenheit obwaltet. Stets bildet sich das Polyderm nach der Entwickelung der Wurzelendodermis bis mindestens zum Sekundärstadium. Frei von Polyderm bleibt der Hauptsache nach nur der absorbierende Teil der Wurzel. Die Anlage des Polyderms folgt stets dem Spitzenwachstum der Wurzel. Auch hier bildet sich das Polyderm rings herum ziemlich gleichmäßig, so daß der obere Rand des Meristems nur schwach gewellt erscheint. Mitunter ist eine gewisse Unregelmäßigkeit in der Bildung vorhanden insofern, als ganze Stellen von der Polydermbildung übergangen werden können, die dann das Polyderm etwas später anlegen (Alchemilla vulgaris). Siebteil oder Tracheenteil erleiden betreffs des Zeitpunktes der Polydermbildung keine besondere Bevorzugung. Nur einen Ausnahmefall fand ich bei Leptospermum laevigatum. Hier wird das Polyderm merkwürdigerweise über dem Tracheenteil des Leitbündelzylinders eher angelegt als über den Siebteilen. Die erste Polydermendodermis ist bei einer Entfernung von 10 cm von der Wurzelspitze hier bereits sekundär, während über den Siebteilen die Initialzellen noch nicht einmal in Teilung übergegangen sind. Erst allmählich differenziert sich das Gewebe ringsherum.

Besondere Beachtung verdient der Anschluß des Achsenpolyderms an das Polyderm einer Nebenwurzel, den ich an Comarum palustre (Taf. IV; Fig. 27) erläutern will. Bei der Bildung einer Nebenwurzel (B^{II}) an einem Knoten werden die bereits bestehenden Polydermlamellen (e 1) und die Zylinderendodermis (d) durchbrochen. In der Wurzel entsteht nun in bekannter Weise die Wurzelendodermis, dem Spitzenwachstum folgend. Inzwischen ist in der Achse eine Polydermendodermis in Bildung begriffen. Sie läßt nun nicht eine Öffnung um den Leitbündelzylinder der jungen Wurzel, sondern biegt in diese ein und setzt sich an die, auch in basaler Richtung sich langsam entwickelnde Wurzelendodermis an, indem eine Endodermis ohne Unterbrechung in die andere übergeht (b—e 2). Ist die junge Wurzel noch gar nicht zur Bildung einer Wurzelendodermis gekommen, so differenziert sich die sich entwickelnde Polydermendodermis in die Wurzel hinein, gibt an der Basis derselben ihren Charakter als Folgeendodermis auf und bildet sich nun aus primärem Meristem als Wurzelendodermis weiter. Die nächstfolgenden Polydermlamellen dieser Achse differenzieren sich bei ihrer Entwickelung ebenfalls in die Wurzel hinein und benützen nun hier die der Wurzelendodermis innen anliegende Zellschicht zur Initialschicht. Ganz analog ist der Übergang des Polyderms der Hauptwurzel in das der Wurzelzweige.

Auffallend erscheint, daß sämtliche untersuchten Wurzeln, die Polydermentwickelung zeigten, eine einheitliche einschichtige Interkutis ausbilden, mit wenigen Ausnahmen: Rubus Idaeus und Rosa microphylla, deren Wurzeln keine Interkutis besitzen.

Teilungsfolgen und Polydermtypen (hierzu die Schemata auf Taf. IV; Fig. 31a, 31b, 31c, 32, 33. Sie stellen den Verlauf der Teilung im Längsschnitt dar; z ist die Außengrenze des Zylinders Z). Die Teilungsfolge, in der das Polydermmeristem bei Comarum palustre entsteht, ist folgende (Taf. IV; Fig. 31b): Nachdem die einzelne Zelle (a) sich radial etwas gestreckt hat, bildet sich eine zarte Scheidewand in tangentialer Richtung etwa in der Mitte der Zelle, so daß dieselbe in zwei große Tochterzellen (b, c) zerfällt. In der äußeren derselben (b), die also der Endodermis innen anliegt, entstehen ein bis drei, in der Regel jedoch nur zwei weitere Scheidewände ziemlich schnell in zentripetaler Folge (Taf. IV; Fig. 31 b, 2 und 3. Taf. I; Fig. 10, 2 und 3). Die innere der ursprünglichen zwei Tochterzellen (Taf. IV; Fig. 31 b, c. Taf. I; Fig. 10, a) geht keine weitere Teilung ein, sondern begibt sich in ein zeitweises Ruhestadium. Die Verdickung der Wände, sowie die Ausbildung der Interzellularen geht entsprechend dem Alter der Zellen von außen nach innen vor sich, so daß die äußere Zelle der nächstinneren immer etwas voraus ist (Taf. I; Fig. 10, b, c, d). Noch bevor das Dickenwachstum der Zellwände bis zur zweiten Schicht von innen (Taf. I; Fig. 10, d) vorgedrungen ist, beginnt die Ausgestaltung derselben, und zwar normal immer nur dieser Schicht zur Endodermis (Taf. IV; Fig. 31b, E). Nach Vollendung des Sekundärstadiums derselben teilen die Zellen der innersten im Ruhezustand befindlichen Zellschicht (Taf. IV; Fig. 31b, J) sich durch eine Tangentialwand wiederum in eine innere und äußere Tochterzelle. Die

innere wird wieder zur Dauerzelle, während die äußere sich in der oben bezeichneten Weise weiter entwickelt. Auf diese Weise regeneriert sich die ursprüngliche Initialzelle des Gewebes immer von neuem.

Weiß (1890, pag. 23) beobachtete bereits diese Teilungsfolge, aber unter der irrigen Annahme, daß er in dem entsprechenden Gewebe ein Periderm vor sich habe, das eine noch an keinem anderen Periderm beobachtete Teilungsfolge aufweise.

Dieser eigentümliche Typus der Teilungsfolge ist lediglich charakteristisch für das Polyderm der Rosoideen, so daß man direkt vom Rosoideentyp sprechen kann. In etwas abgeänderter Form tritt er auf bei Potentilla alba (Taf. IV; Fig. 31 c): Die Zellschicht unter der Zylinderendodermis teilt sich. Die nach innen abgeschnürte Tochterzelle wird zur Initialzelle (J) und teilt sich zunächst nicht mehr. In der äußeren Tochterzelle entstehen wieder in zentripetaler Folge beispielsweise drei Scheidewände. Während bis hierher der Rosoideentyp sich normal ausbildete, tritt nun in den beiden mittleren (a und b) der aus der Initialzelle entstandenen vier Zellen gleichzeitig je eine Scheidewand (4 und 4') auf. Das ganze Gewebe besteht nunmehr aus sechs Zellagen. Die zweitinnerste (E) wird zur Endodermis, so daß ein Zwischengewebe von vier Zellen entsteht. Teilt sich auch die äußerste der oben erwähnten vier Zellen noch einmal, was seltener vorkommt, so ergibt sich ein Zwischengewebe von fünf Zellreihen. Die Art der Teilung ist jedoch nur selten so klar zu sehen, da häufige Unregelmäßigkeiten darin entstehen und das ganze Gewebe keine große Regelmäßigkeit besitzt. Manchmal unterbleibt die nachträgliche Teilung auch ganz, so daß nur die Teilungsart des Rosoideentyps innegehalten wird.

Eine andere Abart der Rosoideenteilungsfolge zeigt sich mitunter im Rhizom von Sanguisorba officinalis (Taf. IV; Fig. 31 a). Hier kommt es vor, daß nach der ersten Teilung in zwei Zellen die äußere überhaupt keine Teilung mehr eingeht, sondern unmittelbar zur Endodermzelle (E) wird, die dann der nächstäußeren Endodermis direkt ohne Zwischengewebe anliegt. Diese Erscheinung tritt jedoch nur ganz lokal durch etwa drei oder vier Zellen hindurch auf, während in dem übrigen gesamten Polyderm der Rosoideentyp vorhanden ist.

Während nun diese Teilungsfolgen wohl nur als Variationen des Rosoideentyps anzusprechen sind, tritt jedoch bei der Polydermbildung noch ein zweiter, grundsätzlich anderer Typus der Erscheinungsform auf (Taf. IV; Fig. 32). Hier wird nicht erst eine Initialzelle für spätere Polydermlamellen abgetrennt, bevor zentripetale Teilung einsetzt, sondern die Teilung ist von Anfang an rein zentripetal. Nachdem eine gewisse Anzahl von Tangentialwänden (1, 2, 3) gebildet ist, tritt wie beim Rosoideentyp ein Abschluß der Entwickelung des Meristems ein, und auch hier bildet sich die zweitinnerste Schicht (E) in bekannter Weise zur Endodermis aus. Die innerste Schicht bleibt ebenfalls Initialschicht (J). Man hat hier eine Folgeendodermis vor sich, wie sie von mir bereits als Zylinderendodermis von Callistemon semperflorens erwähnt wurde (pag. 46). Im Gegensatz zum Typus des Rosoideenpolyderms werde ich diesen den Typus des zentripetalen Polyderms nennen. Die zentripetale Teilungsfolge wurde ebenfalls von Weiß (1890, pag. 7) für ein Polyderm beschrieben und zwar in Bezug auf den vermeintlichen Phelloidkork von Lythrum salicaria. Auch diese Teilungsfolge vereinfacht sich mitunter bis zu der auch für die Rosoideenteilungsfolge beschriebenen Form (Taf. IV; Fig. 31 a), daß nur eine Teilwand (1) in der Initialzelle (a) auftritt. Der Fall findet sich z. B. des öfteren in Achsen in der äußeren Polydermlamelle dort, wo keine Zylinderendodermis existiert (Melaleuca ericifolia, Taf. III; Fig. 23, e). Unter diesen Umständen bildet die erste Polydermendodermis die äußerste Zellschicht des Polyderms.

Der Typus des zentripetalen Polyderms zeigt sich nach meinen Untersuchungen bei allen Polydermen außer denen der Rosoideae (also auch bei den den letzteren so nahe stehenden Neilleen). Die beiden Typen weichen grundsätzlich nur im Punkte ihrer Teilungsfolge von einander ab, so daß ich beide Polyderme in der Besprechung nicht zu trennen brauche.

Ein dritter Typus mit ebenfalls rein zentripetaler Teilungsfolge (Taf. IV; Fig. 33) kommt einzig bei der in vieler Hinsicht abnorm gebauten Spiraea Ulmaria vor. Hier bildet sich die Polydermendodermis in der innersten Schicht (E) des Polydermmeristems aus, so daß man eine Folgeendodermis vor sich hat, wie ich sie bereits für die Zylinderendodermis von Alchemilla vulgaris (pag. 45) beschrieb.

Absterben der Außenrinde nach Ausbildung des Polyderms. Wenn das Polyderm eine gewisse Anzahl von Lamellen gebildet hat, so beginnt die Außenrinde abzusterben, und zwar ist als Zeitpunkt offenbar stets der Eintritt des Sekundärstadiums der innersten Polydermendodermis maßgebend.

Ich will diese Erscheinung wiederum an Comarum palustre klarlegen: Nachdem das Sekundärstadium der zweiten Polydermendodermis (mit der Zylinderendodermis also dritten Endodermis) eingetreten ist (Taf. IV; Fig. 30, m), etwa im sechsten Internodium vom Vegetationspunkt aus, beginnt die Außenrinde (R) abzusterben. Kurz vorher verschwindet die Stärke aus dem Rindengewebe und wandert vermutlich nach tieferen Gewebeschichten aus, so daß die tote Rinde stets stärkefrei ist. Mit dem Absterben der Außenrinde wird die Zylinderendodermis zur äußersten lebenden Zellschicht. Durch das langsam fortschreitende Dickenwachstum der Achse werden die der Zylinderendodermis zunächst liegenden Zellen der Rinde zusammengepreßt. Jedoch bleibt der Verband bestehen und die Rinde bleibt als tote Hülle, geschützt durch das außenliegende Collenchym, noch längere Zeit um die Achse herum liegen, bis sie früher oder später, je nachdem das Rhizom in Wasser oder Luft liegt, abgesprengt wird. Die Außenrinde reißt der Länge nach ein und löst sich schließlich von dem lebenden Gewebe in langen Fasern von der Länge der Internodien ab. Meist ist das Ablösen dadurch unterstützt, daß die Nebenwurzeln, die auf dem ganzen Umkreis des Knotens entstehen, nicht durch die tote Rindenhülle hindurchbrechen, sondern sich unter ihr hinwegschieben und damit den letzten Verband mit dem lebenden Teil lösen. Der Zylinderendodermis, die nun die Oberflächenschicht bildet, hängen meist noch einige Zellrudimente außen an.

Zwischen der Anzahl der zur Entwicklung gelangten Polydermendodermen und dem Absterben der Rinde besteht sicherlich kein direkter Zusammenhang, denn die Außenrinde stirbt unter besonderen Bedingungen auch schon nach Ausbildung der ersten Polydermendodermis ab. So ist z. B. zu bemerken, daß im Winter sich die zweite Polydermendodermis bereits auf 11 cm vor dem Vegetationspunkt an die Zylinderendodermis anlegt und das Wachstum nicht fortsetzt. Nur die erste Polydermendodermis zieht sich bis in die Knospe hinein. Trotzdem ist die Außenrinde bis zu letzterer hin, also auch über diesen 11 cm abgestorben und bildet eine schützende Hülle. Ähnliches findet man u. a. auch in der Achse von Fuchsia coccinea. Hier stirbt die Rinde in ihrer Hauptmasse ab nach Anlage der dritten Polydermendodermis. Trotzdem findet man bereits nach Anlage der zweiten verschiedentlich kleine Komplexe abgestorbener Rinde vor.

In der Wurzel von Alchemilla vulgaris beginnt das Absterben der Außenrinde ebenfalls mit dem Sekundärstadium der zweiten Polydermendodermis, resp. inklusive Wurzelendodermis dritten Endodermis, so daß man das Auftreten derselben auch schon äußerlich an der Farbe der Rinde genau verfolgen kann. Da das Auftreten dieser Endodermis nicht überall zu gleicher Zeit erfolgt, so findet man häufig zwischen toter Rinde noch Inseln von lebender, die über Stellen liegen, an denen die zweite Polydermendodermis entweder noch nicht gebildet, oder noch primär ist. Diese Stellen sind von keiner bestimmten räumlichen Begrenzung. Ich fand solche bis zu 6 cm Länge. Im allgemeinen haben die Wurzeln dieser Pflanze am Rhizom des Vorjahres nur eine Polydermendodermis, die des drittältesten Jahrgangs über drei, so daß im zweitältesten Jahrgang am häufigsten das Absterben der Rinde zu beobachten ist. Bei Fragaria vesca erfolgt das Absterben der Außenrinde des Rhizoms nicht plötzlich wie bei Comarum palustre, sondern allmählich von außen nach innen. —

Aus umstehender Tabelle ist vor allem zu erkennen, daß die Gesamtzahl der beim Absterben der Rinde vorhandenen Endodermen fast stets in Wurzel und Achse gleich groß ist. Besonders bemerkenswert ist in dieser Beziehung der zweite Teil der Tabelle. Hier sind solche Pflanzen angeführt, die in der Achse keine Zylinderendodermis besitzen. Die Wurzel hat naturgemäß eine Wurzelendodermis. Trotzdem ist die Gesamtzahl der beim Absterben der Außenrinde vorhandenen Endodermen die gleiche in Wurzel und Achse. Also die Summe aus Wurzelendodermis und Polydermendodermen der Wurzel entspricht hier der Anzahl der Polydermendodermen der Achse. Daraus darf man wohl auf die physiologische Gleichwertigkeit der beiden Endodermarten schließen. Nur zwei Ausnahmen konnte ich feststellen, bei denen Achse und Wurzel bezüglich der Gesamtzahl der vorhandenen Endodermen

Tabelle I. Die Anzahl der Endodermen, über denen die Außenrinde abstirbt.

	Achse			Wurzel		
	Zylinder-Endodermis	Polyderm-Endodermen	Gesamtzahl der Endodermen	Wurzel-Endodermis	Polyderm-Endodermen	Gesamtzahl der Endodermen
Agrimonia eupatoria	1	2	3	1	2	3
Comarum palustre	1	2	3	1	2	3
Fragaria vesca	1	3	4	1	3	4
Hypericum quadrangulum	1	2	3	1	2	3
Monochaetum hirtum	1	1	2	1	1	2
Potentilla fruticosa	1	2	3	1	2	3
Potentilla argyrophylla	1	3	4	1	3	4
Potentilla alba	1	2	3	1	2	3
Rosa spinosissima	1	2	3	1	2	3
Sanguisorba officinalis	1	1	2	1	1	2
Cuphea lanceolata	—	2	2	1	1	2
Epilobium hirsutum	—	3	3	1	2	3
Eugenia Ugni	—	2	2	1	1	2
Fuchsia coccinea	—	3	3	1	2	3
Leptospermum laevigatum	—	1	(1)	1	2	(3)
Lythrum salicaria	—	3	3	1	2	3
Melaleuca ericifolia	—	2	2	1	1	2
Oenothera purpurea	—	2	(2)	1	2	(3)
Oenothera biennis	—	3	3	1	2	3
Rosa microphylla	—	2	2	1	1	2

differierten und zwar Leptospermum laevigatum und Oenothera purpurea, wie ebenfalls in der Tabelle zu erkennen ist. Während bei Oenothera purpurea die Differenz 1 beträgt, differiert die Zahl bei Leptospermum laevigatum um 2.

Vergleicht man durch die ganze Tabelle hindurch die Summen der beim Absterben der Rinde vorhandenen Endodermen (unter Ausschluß der anormalen Leptospermum und Oenothera), so ergibt sich nur eine geringe Schwankung derselben. Dabei zeigt sich, daß dort, wo Durchlaßzellen in den Endodermen bestehen bleiben, vielfach die höheren Zahlen auftreten (vergl. Tabelle IV). In 10 von 18 Fällen beträgt die Zahl 3, in 6 Fällen 2 und nur in 2 Fällen 4. Leptospermum laevigatum beweist jedoch, daß die Außenrinde bereits über einer einzelnen Polydermendodermis absterben kann, wie ich ja weiter vorne (pag. 48) auch zeigte, daß dies vielfach über einer Zylinderendodermis und Wurzelendodermis eintritt.

In zwei Fällen konnte ich konstatieren, daß die Außenrinde überhaupt nicht abstirbt und zwar in den Rhizomen von Spiraea Ulmaria und Alchemilla vulgaris. In beiden Fällen wird nur eine streng begrenzte Zahl von Endodermen angelegt, und zwar bei Spiraea Ulmaria Zylinderendodermis plus einer Polydermendodermis, also zwei Endodermen, bei Alchemilla vulgaris Zylinderendodermis plus zwei Polydermendodermen, also drei. Die Endodermen ziehen sich in dieser Zahl durch sämtliche Jahrgänge hindurch, ohne sich zu vermehren und die Rinde stirbt erst ab mit dem Absterben des Rhizoms, das beispielsweise bei Alchemilla vulgaris, im viert- oder fünftältesten Jahrgange stattfindet. Bei dieser Pflanze fällt auf, daß die Wurzel ihre Außenrinde bereits mit insgesamt drei Endodermen absterben läßt. Doch fällt hier vielleicht ins Gewicht, daß in dem Rhizom $^1/_3$ bis $^1/_2$ aller Endodermzellen primär bleibt, während der Schluß in den Endodermen der Wurzel fast vollständig durchgeführt wird. Auch bei Spiraea Ulmaria springt die große Anzahl der primär bleibenden Zellen, etwa 45—50 % aller Endodermzellen ins Auge.

Mit dem Absterben der Außenrinde gehen auch die Blätter zugrunde. Nur bei Leptospermum laevigatum bleiben sie noch längere Zeit danach unbeeinflußt.

Absterben der Polydermlamellen. Der sukzessive Aufbau des Polyderms geht meistens ununterbrochen Sommer für Sommer fort, so daß schließlich in alten Pflanzen allmählich eine bedeutende Zahl von Polydermlamellen gebildet wird. Diese bleiben jedoch nicht dauernd am Leben. Wie die Außenrinde nach Ausbildung einer Anzahl von Endodermen abstirbt, so auch das Polyderm selbst. Ist die Ausbildung einer annähernd bestimmten Anzahl von Endodermen überschritten, so beginnt sukzessive von außen nach innen lamellenweise und in Intervallen ein Absterben des Gewebes, ebenso wie es lamellenweise und in Intervallen entstand. Das Absterben und die Neubildung des Polyderms halten dabei annähernd gleichen Schritt zu einander, so daß das Polyderm immer eine bestimmte Anzahl lebender Endodermen behält. Ein Polyderm ist daher ein Gewebe, das in ständiger Erneuerung und Verjüngung begriffen ist.

Das Absterben der ersten Polydermlamellen findet immer erst eine Zeit nach dem Absterben der Außenrinde statt. Zunächst beginnt die eventuell vorhandene Stärke aus der äußersten Endodermis (Taf. I; Fig. 13, E^1) (Zylinderendodermis, Wurzelendodermis oder äußersten Polydermendodermis), die bis dahin die äußerste lebende Schicht des Pflanzenteils bildete, zu verschwinden. Desgleichen wird das nächstinnere Zwischengewebe stärkefrei (Z^2). Darauf verfärben sich die Zellen dieser beiden Gewebe und sterben ab, so daß nun die gleichzeitig mit diesem Zwischengewebe in einer Polydermlamelle gebildete Polydermendodermis (E^2) die äußerste lebende Zellschicht bildet und als solche eine Zeit lang bestehen bleibt. Wird nun wieder eine neue Polydermendodermis an der Innenseite des Polyderms sekundär, so verschwindet die Stärke aus der äußersten Polydermendodermis und dem nächst inneren Zwischengewebe wiederum, und diese beiden Gewebeelemente kommen zum Absterben und so fort. Niemals sterben zwei Endodermen auf einmal ab, und ebensowenig findet dies vor der Beseitigung der eventuell vorhandenen Stärke statt.

Die Zahlen der in den verschiedenen Polydermen funktionsfähigen Endodermen, außerhalb denen also die Polydermschichten absterben, sind folgende:

Tabelle II. Die Anzahl der in einem Polyderm enthaltenen Endodermen.

	Endodermen der	
	Achse	Wurzel
Agrimonia eupatoria	3	2—3
Callistemon semperflorens	1	2
Epilobium hirsutum	3	3
Eugenia Ugni	2	2
Fragaria vesca	4	4
Fuchsia coccinea	3	3
Hypericum quadrangulum	2—3	3
Leptospermum laevigatum	2	2
Lythrum salicaria	3	2—3
Melaleuca ericifolia	2	2
Monochaetum hirtum	2	2
Oenothera purpurea	2	3
Oenothera biennis	3	3
Potentilla fruticosa	3	3
Potentilla argyrophylla	4	4
Potentilla alba	3	3
Rosa microphylla	2	2—3
Rosa spinosissima	3	3
Sanguisorba officinalis	2	2

Zunächst ist aus der Tabelle ersichtlich, daß sich Wurzel- und Achsenpolyderm annähernd gleich verhalten, nur in Callistemon semperflorens und in Oenothera purpurea sind tatsächliche Abweichungen zu erkennen, in der Weise, daß die Achse eine Endodermis mehr im Polyderm aufweist, als die Wurzel. In Callistemon semperflorens herrschen jedoch, wie ich weiter unten zeigen werde, noch andere Verhältnisse. Bei Oenothera purpurea lehrt ein Vergleich mit der entsprechenden Zahl der Tabelle I (pag. 65), daß dieser Unterschied auch in bezug auf das Absterben der Außenrinde vorhanden war. Beim weiteren Vergleich der beiden Tabellen ergibt sich, daß die Anzahl der Polydermlamellen, außerhalb denen das Polydermgewebe abstirbt, der Summe der Endodermen entspricht, die zum Absterben der Außenrinde führt, was wieder auf die physiologische Gleichwertigkeit der Wurzel- und Zylinderendodermis mit den Polydermendodermen hinweist. Nur bei Leptospermum laevigatum und vielleicht bei Lythrum salicaria läßt sich ein Unterschied konstatieren. Leptospermum läßt die Außenrinde der Achse bereits absterben, wenn e i n e Endodermis gebildet ist, während das Polyderm fernerhin zwei intakte Endodermen aufweist. In der Wurzel von Lythrum salicaria besteht die entsprechende Differenz zwischen 2 und 2—3, indem sich ebenso häufig Polyderme von zwei, als von drei Endodermen Mächtigkeit zeigten. Hieraus und aus den übrigen unsicheren Angaben der Tabelle geht schon hervor, daß die angeführten Zahlen nur relative Gültigkeit haben, da geringe Schwankungen mitunter vorkommen, so daß, wenn auch verhältnismäßig selten das Polyderm um eine Endodermis größere oder geringere Endodermenzahl aufweisen kann, als angegeben ist. Die Schnelligkeit des Absterbens und Neubildens wird offenbar durch äußere und innere Faktoren um ein geringes gegen einander verschoben.

Die toten Polydermschichten werden meist ziemlich schnell abgeworfen, so daß nur immer wenige vorhanden sind. Bei den im Boden liegenden Pflanzenteilen geschieht das Abstoßen am leichtesten, und hier wird die Unwirksammachung der toten Endodermen noch durch eine besondere Erscheinung beschleunigt: Durch die Auflösung der Suberinlamellen derselben. Hierauf komme ich im folgenden Kapitel zurück. Das Abtrennen geschieht vielfach durch Aufreißen des toten Gewebes in der Längsrichtung und Abblättern in langen Fasern, wofür das Rhizom von Comarum palustre und die oberirdische Achse von Potentilla fruticosa vortreffliche Beispiele sind. Oder das abgestorbene Polyderm schülfert in Schuppen ab, was man an fast allen Wurzeln zu beobachten vermag. Geringe oder größere Komplexe können dabei auch längere Zeit im festen Verband mit dem lebenden Gewebe bleiben; zumal an oberirdischen Achsen geht das Lostrennen mitunter etwas schwieriger vor sich, so daß man dann äußerlich den Eindruck von dünnem Kork gewinnt (Myrtus communis, Melaleuca ericifolia).

S u b e r i n l ö s u n g. In den toten Polydermendodermen, die noch in direktem Zusammenhang mit dem lebenden Polydermgewebe von Wurzeln oder unterirdischen Achsen stehen, geht vielfach eine Verminderung des Suberins der Suberinlamellen in Form von Durchlöcherung vor sich, die bis zum völligen Verschwinden dieses Stoffes führen können. Dies ist eine Erscheinung, die noch an keinem anderen Gewebe beobachtet wurde. Ich will sie vorführen, wie sie an den Wurzeln von Fragaria vesca sich zeigt, an denen sie am vorzüglichsten zu beobachten ist (Taf. II; Fig. 14). Vorauszuschicken ist, daß das abgestorbene Polydermgewebe nicht mehr die strenge radiale Reihung der Zellen aufweist, so daß durch Verschiebung die Radialwände vielfach seitlich zueinander verrückt sind und so auf die Tangentialwände stoßen können (a). Die innerste der toten Polydermendodermen besitzt vielfach noch kein besonderes Merkzeichen. Die Suberinlamelle ist nur häufig durch die bekannten Suberinfärbungsmittel etwas minder intensiv zu färben. Mitunter weist nun diese, meist jedoch die nächstfolgende Endodermis nach außen in ihren Suberinlamellen Löcher auf, und zwar hauptsächlich an der inneren Tangentialwand (b). Diese Löcher liegen vornehmlich über einer Stelle, an der eine Radialwand einer Zwischengewebezelle an die innere Tangentialwand der Endodermzelle stößt. Die Radialwände zeigen intakte Suberinlamellen. In der zweitinnersten resp. drittinnersten der toten Endodermen (f) sind die Löcher in den Suberinlamellen meist bereits so ausgedehnt, daß die Innenwand der Zellen nur noch Reste davon aufweist, während die Außenseite noch mehr Suberin zeigt. Die Radialwände sind unverändert. Ist noch eine nächstäußere Endodermis vorhanden, so zeigen deren Zellen überhaupt nur noch an den Radialwänden über den Cas-

pary'schen Streifen Suberin oder auch dieser ist, wenn auch selten, gänzlich entblößt. Letzterer Grad der völligen Entfernung des Suberins ist bei Fragaria vesca weniger günstig zu beobachten, als in alten Wurzeln von Comarum palustre, in denen dieses Stadium in ausgedehntem Maße anzutreffen ist.

Zunächst fragt sich, woher das lösende Agens stammt, ob aus dem umgebenden Medium, also dem Bodenwasser, oder aus der Pflanze selbst. Auf den ersten Blick ist das erstere wahrscheinlicher, da ja die Suberinlamellen um so mehr zerstört sind, je weiter sie nach außen liegen. D a g e g e n spricht jedoch folgende Beobachtung: Die Wurzeln sind mitunter auch noch im späteren Alter von der abgestorbenen Rinde umgeben, ohne daß sie noch in direktem Verband mit ihnen steht. Bei leichter Berührung schülfert sie in langen Fasern ab. Vergleicht man nun das Verhalten des Suberins der Interkutis mit dem der Endodermen, so stellt sich heraus, daß in diesen lockeren, vom Bodenwasser umspülten Rindenschichten die Interkutis ihr Suberin unverletzt besitzt und ebenso die Rindenzellen, die wie diejenigen der Achse häufig Suberinlamellen führen, während der Lösungsprozeß in den noch fest haftenden Endodermen häufig bereits im Gange ist. Ebenso liegen die Verhältnisse bei Endodermen, die sich losgetrennt haben, also nicht mehr in unmittelbarem Konnex mit dem Polyderm stehen. Hieraus ist mit ziemlicher Sicherheit zu schließen, daß das Lösungsmittel aus dem lebenden Pflanzenkörper selbst kommen muß. Da nun die äußeren Endodermen viel länger tot sind, als die inneren, so stehen erstere auch am längsten unter dem Einfluß des Lösungsmittels und zeigen daher die Suberinlösung ausgiebiger als die nach innen folgenden.

Unter dieser Voraussetzung stellt sich der Prozeß der Suberinlösung folgendermaßen dar (Taf. II; Fig. 14): Da das Lösungsmittel in den abgestorbenen Zellen naturgemäß nur in den Zellwänden wandern kann, so tritt die Lösung der Suberinlamellen zuerst da auf, wo eine Radialwand einer Zwischengewebezelle auf die Suberinlamelle stößt. Zunächst zeigt die angegriffene Lamelle eine feinkörnige Struktur, erscheint etwas dünner und etwas weniger intensiv färbbar. Dann weichen die Körnchen auseinander und treten zu winzigen Kügelchen zusammen, die an der Stelle der Lamelle liegen (d). Sie färben sich mit Sudan nur noch gelblich und verschwinden schließlich ganz, wahrscheinlich durch Lösung im umgebenden Wasser. Auf diese Weise ist ein Loch in der Suberinlamelle entstanden, das sich in der angegebenen Weise vergrößert, dadurch, daß sich das Lösungsmittel tangential in der Innenwand der Endodermzelle ausbreitet. Die Ränder eines solchen Loches sehen daher so aus, daß die Lamelle zunächst etwas dünner wird und sich schließlich in einer Reihe immer kleiner werdender Kügelchen verliert (b). Da, wo die Radialwände noch aufeinander stehen, wird die Suberinlamelle nicht so unmittelbar vom Lösungsmittel getroffen, sondern es breitet sich in den inneren Tangentialwänden der Endodermzellen aus. Dadurch wird die Lamelle mehr auf der ganzen Fläche angegriffen und zerfällt in der angegebenen Weise nach und nach in einzelne Inselchen. Aus der Tangentialwand sucht nun das Lösungsmittel in radialstehenden Wänden weiter nach außen zu dringen. Dies ist am besten zu beobachten an tertiären Stützwänden. Wo diese an die äußere Tangentialwand stoßen (d und e) bildet sich ein Loch in der Suberinlamelle, das sich seitlich vergrößert. Dabei kann die Innenseite der Suberinlamelle bereits in Inseln aufgelöst sein, während dieses Loch der Außenseite erst in Bildung begriffen ist, woraus deutlich wird, daß das Lösungsmittel eine gewisse Zeit braucht, um durch die Radialwand hindurchzuwandern. Die Außenseite steht der Innenseite im Grade der Lösung stets nach. Dort, wo eine tertiäre Stützwand auf die Tangentialwand trifft, bleibt im Zentrum der Basis der Stützwand ein winziges Stück der Suberinlamelle länger als anderwärts bestehen (e) (Alchemilla vulgaris). Mir scheint daher, daß das Lösungsmittel in den ältesten, zuerst angelegten Tertiärlamellen minder leicht befördert wird, als in den späteren, denn erstere liegen an der angegebenen Stelle der Suberinlamelle durch das Zusammentreffen der tangentialen und radialen Lamellen in besonderer Dicke an. Dieses Stückchen der Suberinlamelle wäre daher mehr aus dem Strom des Lösungsmittels ausgeschaltet. Auch ist offenbar der Caspary'sche Streifen undurchlässig dafür, denn in den Radialwänden wird die Suberinlamelle unverhältnismäßig langsamer gelöst, als in den Tangentialwänden. Dies würde sich dann so erklären lassen, daß die Suberinlamelle, die ja dem Caspary'schen Streifen unmittelbar in festem Verbande aufliegt, nur von der einen Fläche aus angegriffen zu werden vermag, was die Lösungsgeschwindigkeit natürlich um die Hälfte verringern muß.

Nachdem also der innere Teil der Suberinlamelle ein Loch zeigt, wandert das Lösungsmittel durch dieses hindurch und in den Tertiärlamellen der Radialwände nach außen und breitet sich in der äußeren Tangentialwand der Zelle aus. Nachdem auch hier die Suberinlamelle perforiert ist, tritt es in das Zwischengewebe hinein, in dessen Radialwänden es weiter zur nächsten Endodermis wandert. Dort, wo die Suberinlösung vollständig durchgeführt wird (Comarum palustre), erscheint der Caspary'sche Streifen wieder mit allen seinen charakteristischen Eigenschaften und Reaktionen wie in einer primären Zelle.

Die unterirdische Achse von Rosa microphylla ist vielfach von einer bis zu 1 mm dicken Schicht abgestorbener Polydermlamellen umgeben, die locker röhrenformig ineinandergeschachtelt sind. In diesem Gewebe kann man sehr schön verfolgen, welchen Verlauf die Suberinlösung während der Polydermentwicklung nimmt. Hier sind alle Stadien der Verminderung wahrzunehmen. Viele Endodermen besitzen streckenweise fast gar kein Suberin mehr. Andere sind in mehr oder minder fortgeschrittenem Stadium der Durchlöcherung der Suberinlamelle vom lebenden Polyderm getrennt worden und auf diesem Stadium stehen geblieben (doch ist dies nur undeutlich zu sehen), während wiederum andere das erste Stadium der verringerten Färbbarkeit zeigen, je nachdem sie früher oder später den Konnex mit dem Polyderm verloren haben. Große Partien, wohl die Hauptmasse des toten Gewebes, haben völlig intakte Suberinlamellen, so daß es den Anschein hat, als ob die Suberinverminderung eben nur dann eintritt, wenn die Endodermen nicht schnell genug abgetrennt worden sind. An diesen Gewebemassen habe ich die Eigenschaften des ersten Stadiums, der verminderten Färbbarkeit, näher studiert. Die Lamelle erscheint nach Färbung mit Sudanglyzerin nicht wie eine normale Lamelle als scharfbegrenzter roter Strich, sondern weist vielfach weiche, etwas verwaschene Konturen auf. Abgesehen von der geringeren Färbbarkeit durch Sudanglyzerin und Chlorzinkjod zeigte die Lamelle die Eigenschaft, daß sie bei Behandlung mit konzentrierter Chromsäurelösung nach längerer Zeit der Einwirkung (nachdem die Zellulose bereits längst gelöst war) in verschiedenen Zellen sich teilweise auflöste, so daß man den Eindruck gewann, daß an diesen betreffenden Stellen die Suberinlamelle bereits eine chemische Veränderung erfahren haben mußte. Die Umwandlung in einen löslichen chemischen Körper unter Einwirkung des von der Pflanze ausgeschiedenen Stoffes geschieht also erst allmählich. Über die Natur dieses Stoffes habe ich keine Kenntnis gewonnen.

Diese Suberinverminderung außerhalb des Polyderms ist nicht etwa spezifische Eigenart der Polydermendodermen, sondern sie findet in ganz analoger Weise in der Wurzelendodermis (Taf. II; Fig. 14, f) und eventuellen Zylinderendodermis statt, sofern diese in ununterbrochenem Verbande mit dem lebenden Gewebe stehen.

Die angegebenen Verhältnisse sind bei Fragaria vesca und Rosa microphylla verhältnismäßig selten so klar zu sehen und überhaupt ziemlich schwierig zu eruieren, da, wie gesagt, das abgestorbene Polydermgewebe meist sehr deformiert wird und die Zellen kollabieren. In anderen Pflanzen ist die Suberinlösung meist nur an der Abnahme des Suberins nach außen zu zu konstatieren, ohne daß man klar den Verlauf zu beobachten vermag. An vielen Pflanzen konnte ich sie überhaupt nicht (Melaleuca ericifolia) oder nur unsicher feststellen, da meist das Abschülfern viel zu schnell vor sich geht, als daß Lösung eintreten könnte. Die toten Gewebemassen liegen dann losgelöst, ohne engen Verband um das lebende Gewebe herum, sofern sie nicht verrotten. Meist sind nur eine, höchstens zwei tote Endodermen zu bemerken, die noch fest anhaften. Wegen dieser Schwierigkeit der Beobachtung kann ich nicht sagen, ob Suberinverminderung bei allen Polydermen aufzutreten vermag, doch erscheint dies nicht ausgeschlossen. Wo Suberinverminderung in der Wurzel zu konstatieren ist, kann man sie auch meist, falls eine unterirdische Achse vorhanden ist, in dieser auffinden, doch weit geringer und unvollständiger, so daß sich vorzüglich die Wurzel durch diese Erscheinung auszeichnet. In oberirdischen Achsen kommt sie nie vor.

Bei Comarum palustre ist die Suberinlösung relativ deutlich, beginnt in der zweiten toten Endodermis von innen sichtbar zu werden und endet mit etwa der vierten, falls diese noch vorhanden, wie gesagt, mit völligem Verlust des Suberins. Potentilla alba und Alchemilla vulgaris zeigen die Suberinverminderung bereits in der innersten toten Endodermis. Sie wird auch hier bis zur vierten nach außen, wie bei Fragaria vesca nur auf den Tangentialwänden durchgeführt, so daß die Caspary'schen Streifen

Suberin behalten. Bei Callistemon semperflorens dagegen ist vielfach bereits die innerste tote Endodermis von der Suberinlamelle bis auf die Radialwand entblößt. Neillia amurensis, Rosa spinosissima und Rubus Idaeus lassen Suberinlösung augenfällig in der zweiten toten Endodermis von innen erkennen, Agrimonia eupatoria (sehr selten) in der dritten. Bei Hypericum quadrangulum wird die Lösung erst in der fünften Polydermendodermis von innen mitunter sichtbar, und zwar nehmen die Zellen in ganz verschiedenem Maße daran teil, so daß manche ganz intakt bleiben; normalerweise kommt eine solche Anzahl von toten Endodermen aber überhaupt nicht vor. Bei Rubus reflexus kann man in der zweiten Endodermis von innen mitunter Löcher in den Suberinlamellen wahrnehmen, doch zeigen letztere in der Hauptsache nur geringere Färbungsintensität nach Behandlung mit den bekannten Reagentien.

Die Untersuchungen über die Suberinverminderung wurden an frischem Material durchgeführt oder nachgeprüft, so daß es als ausgeschlossen gelten muß, daß das Suberin etwa im Laufe des Präparationsverfahrens verloren gegangen ist.

L e b e n s d a u e r d e r P o l y d e r m e n d o d e r m z e l l e n. Die Lebensdauer der Polydermendodermzellen beträgt durchschnittlich wohl etwa ein Jahr. Sie kann jedoch auch kürzere Zeit umfassen, sowie auch ein Jahr überschreiten, und in einigen Fällen können die Endodermzellen sogar viele Jahre am Leben bleiben. Da nur eine bestimmte Anzahl von Endodermen auf einmal zu leben imstande ist, so ist die Lebensdauer offenbar abhängig von der längeren oder kürzeren Dauer der Intervalle, in denen die Polydermlamellen gebildet werden, oder mit anderen Worten von der Anzahl der in einem Jahre zur Entwicklung gelangten Endodermen. Ich will dies an einigen Beispielen zur Anschauung bringen:

Im Rhizom von Agrimonia eupatoria fand ich, daß in jedem Jahre drei Endodermen gebildet wurden. Im jüngsten Jahrgang waren es Zylinderendodermis und zwei Polydermendodermen, in den sukzessive älteren Jahrgängen je drei Polydermendodermen. Da nun immer nur drei Endodermen leben, so muß mit der Entwicklung der vierten die äußerste (Zylinderendodermis) absterben. Diese ist gegen Ende der Vegetationsperiode über eine ganze Jahresproduktion ausgedehnt, von der Basis derselben bis zum Vegetationspunkt. Die vierte Endodermis hat sich inzwischen bis zur Basis der letzten Jahresproduktion differenziert. Bis dahin ist also die äußerste Endodermis abgestorben, während sie in der letzten Jahresproduktion noch lebt. Die zweite Endodermis (erste Polydermendodermis) erstreckt sich gegen Ende der Vegetationsperiode bis über zwei Drittel der letzten Jahresproduktion, die fünfte Endodermis schiebt sich ebenfalls bis etwa zum letzten Drittel der zweitältesten Jahresproduktion vor, in der die zweite Endodermis also auch noch lebt. Infolgedessen besitzt diese ebenfalls in lebendem Zustand die Länge einer Jahresproduktion usw. Da sich alle Endodermen nun mit dem Spitzenwachstum in diesem Sinne vorwärts differenzieren, so lebt also jede Endodermzelle ein Jahr. Dieser schematisierte Fall kommt natürlich in der Natur ganz so regelmäßig nicht vor, sondern entspricht den natürlichen Verhältnissen nur annäherungsweise.

Präziser kommt die einjährige Lebensdauer der Endodermzellen in dem besonderen Fall von Callistemon semperflorens zum Ausdruck. Hier wird jedes Jahr nur e i n e Endodermis gebildet, worauf immer die Endodermis des Vorjahres abstirbt. — Wo die Anzahl der lebenden Endodermen wechselt, ist natürlich auch die Lebensdauer der Endodermzellen entsprechend variabel. In den Nebenwurzeln von Lythrum salicaria z. B. werden im ersten Jahre zwei Endodermen: Wurzelendodermis und eine Polydermendodermis gebildet, im nächsten Jahre zwei weitere Polydermendodermen. Da nun die Zahl der lebenden Endodermen 2 oder 3 beträgt, so stirbt im ersten Falle die äußerste (Wurzelendodermis) dort ab, wo die dritte gebildet ist und da diese sich am Ende der Vegetationsperiode bis zur Basis des letzten Jahrganges differenziert hat, so ist die Lebensdauer der jeweils absterbenden Zellen also wieder ein Jahr. An solchen Stellen jedoch, an denen die Anzahl der lebenden Endodermen 3 beträgt, tritt der Tod der Zellen mit Ausbildung der vierten Endodermis ein, die hinter der dritten naturgemäß um die halbe Vegetationszeit, also etwa ein viertel Jahr zurück ist. Die betreffenden Zellen leben demnach fünfviertel Jahre. Umgekehrt liegt der Fall bei Monochaetum hirtum in der oberirdischen Achse. Hier

werden im Jahre zwei bis drei Endodermen hervorgebracht, während nur immer zwei auf einmal am Leben sind. So muß also die Lebensdauer unter Umständen geringer sein als ein Jahr.

Dort, wo die Endodermbildung in sehr kurzen Intervallen erfolgt, ist die Lebensdauer natürlich besonders kurz. So weist die unterirdisch liegende Achse von Rosa microphylla bereits im zweiten Jahr des Bestehens sechs bis sieben Endodermen auf. Diese Fälle habe ich jedoch meist nur an einjährigen Pflanzen (Cuphea lanceolata) oder einjährigen oberirdischen Achsen (Hypericum quadrangulum, Lythrum salicaria, Epilobium hirsutum) wahrgenommen, so daß in diesen also die Lebensdauer besonders kurz ist, zumal die Lebenszeit eines einjährigen Gewächses oder Pflanzenteils sowieso kaum sieben Monate beträgt. In den Rhizomen von Alchemilla vulgaris und Spiraea Ulmaria, in denen nur eine beschränkte Zahl von Polydermendodermen gebildet wird, findet überhaupt kein Absterben statt und die Endodermen bleiben daher sämtlich eine ganze Anzahl von Jahren, bis zum Tode des Rhizoms, leben.

Die Anzahl der jährlich gebildeten Polydermendodermen. Die Anzahl der jährlich in mehr oder minder großer Ausdehnung zur Anlage gelangenden Polydermendodermen ist nicht konstant, sondern variiert in den einzelnen Jahren und Individuen mitunter, so daß man vielfach nur Durchschnittswerte anzugeben vermag. Ich gebe unten daher die Zahlen mit Vorbehalt, nur zur ungefähren Orientierung, wie ich sie gerade festzustellen vermochte.

Auffällig ist, daß vielfach da, wo eine Wurzelendodermis oder Zylinderendodermis vorhanden ist, im ersten Jahre eine Polydermendodermis weniger zur Anlage kommt als in den folgenden Jahren, so daß die Gesamtzahl die gleiche ist. Wurzel und Achse weisen im allgemeinen keine augenfälligen Unterschiede auf. Nur bei Rosa microphylla fand ich die jährliche Endodermenzahl in der unterirdisch liegenden Achse höher als in der Wurzel. Bei Callistemon semperflorens wieder ist sie in der Wurzel etwas höher. Die einjährigen oberirdischen Achsen aber besitzen vielfach, und zwar am Grunde eine besonders hohe Zahl von Endodermen, die die des Rhizoms und der Wurzel übersteigt (Lythrum salicaria, Hypericum quadrangulum). Die Zahl drei ist am häufigsten in der Tabelle vertreten.

Tabelle III. Die Anzahl der jährlich gebildeten Polydermendodermen.

		Zahl der Endodermen
Callistemon semperflorens	Oberirdische Achse	1
Callistemon semperflorens	Wurzel	2
Rosa microphylla	Unterirdische Achse	3—4
Rosa microphylla	Wurzel	3
Epilobium hirsutum	Oberirdische Achse	4—5
Epilobium hirsutum	Rhizom und Wurzel	3
Hypericum quadrangulum	Oberirdische Achse	4—5
Hypericum quadrangulum	Rhizom und Wurzel	3
Lythrum salicaria	Oberirdische Achse (unten)	6—7
Lythrum salicaria	Rhizom und Wurzel	4
Agrimonia eupatoria	Achse und Wurzel	3
Alchemilla vulgaris	Achse und Wurzel	3
Cuphea lanceolata	Achse und Wurzel	2—3
Monochaetum hirtum	Achse und Wurzel	2—3
Rubus Idaeus	Achse und Wurzel	3
Sanguisorba officinalis	Achse und Wurzel	3
Fuchsia coccinea	Achse und Wurzel	3
Comarum palustre	Achse und Wurzel	3

Anatomie des Polyderms.

Wurzel- und Achsenpolyderme weisen keinen prinzipiellen Unterschied auf. Das erstere ist von ganz besonderer Regelmäßigkeit im Bau, während das Polyderm der Achsen, zumal das der oberirdischen, allerlei Anomalien zeigen kann. Das Polyderm hat in sich einen außerordentlichen Halt, so daß es bei Behandlung sehr dünner Schnitte mit Eau de Javelle noch erhalten bleibt, wenn alle übrigen Gewebe zerfallen sind. Makroskopisch zeichnet sich das Polyderm durch nichts vor dem übrigen Rindengewebe aus im Gegensatz zum Kork, ebenso, wie sich ja auch Zylinder- und Wurzelendodermis nicht besonders markieren. Mikroskopisch ergeben sich mitunter kleine Farbschwankungen zwischen den Gewebeelementen des Polyderms. So besitzen z. B. die Polydermendodermen von Potentilla alba einen gelblichen Ton gegenüber dem farblosen Zwischengewebe, während wieder bei Sanguisorba officinalis das Zwischengewebe gelblichen Schimmer hat. Die Endodermen zeichnen sich im lebenden Schnitt vielfach durch etwas größeres Lichtbrechungsvermögen gegenüber dem Zwischengewebe aus, so daß sie sich auch oft schon in ungefärbten Schnitten von letzterem abheben.

Auf die Anzahl der zu einem ausgebildeten Polyderm gehörigen Polydermlamellen habe ich bereits pag. 66 hingewiesen. Sie beträgt eins bis vier. Ein bemerkenswertes Verhältnis besteht zwischen dem Auftreten von Durchlaßzellen und der Anzahl von Endodermen im Polyderm. Man kann sagen: Im allgemeinen ist die Zahl der Endodermen größer, wenn Durchlaßzellen vorkommen als wenn sie fehlen, was folgende kleine Tabelle erläutert.

Tabelle IV. Unterschied zwischen Polydermen, deren Endodermen geschlossen werden und solchen, die Durchlaßzellen in den Endodermen besitzen.

Durchlaßzellen vorhanden	Zahl der Endodermen	Keine Durchlaßzellen vorhanden	Zahl der Endodermen
Alchemilla vulgaris	3	Callistemon semperflorens	1—2
Epilobium hirsutum	3	Eugenia Ugni	2
Fragaria vesca	4	Melaleuca ericifolia	2
Lythrum salicaria	3	Monochaetum hirtum	2
Potentilla alba	3	Rosa microphylla	2 (selten 3)
Potentilla argyrophylla	4	Sanguisorba officinalis	2
Potentilla fruticosa	3		

Diejenigen Polyderme, deren Endodermen Durchlaßzellen aufweisen, besitzen also drei bis vier Endodermen, während bei ganz geschlossenen Scheiden nur deren eine bis zwei vorhanden sind. — Das Polyderm besitzt allermeist einen äußerst regelmäßigen Bau. Die Polydermlamellen laufen kreisförmig in sich selbst zurück und eine liegt der anderen unmittelbar an. Nur in der Achse von Leptospermum laevigatum kommt es mitunter vor, daß eine Polydermlamelle unvermittelt in tiefere Gewebeschichten des Zylinders hinabsteigt, so daß sie der vorigen nicht mehr anliegt. Die dazwischen befindlichen Parenchymzellen sind teilweise oder sämtlich metakutisiert. Die Endodermen im Polyderm liegen wie gesagt fast ausschließlich in regelmäßigem Wechsel mit Zwischengewebe. Nur äußerst selten kommt es vor, so mitunter bei Sanguisorba officinalis, daß das Zwischengewebe stellenweise in einer Polydermlamelle fehlt, so daß die Endodermen sich ein kurzes Stück weit berühren, infolge davon, daß die Initialzellen, wie oben ausgeführt, nur e i n e Tangentialwand gebildet hatten. An den Stellen, an denen eine Polydermendodermis sich an die nächstältere mit ihren Rändern angelegt hat, zeigen sich hier zwischen den Endodermzellen der zwei Endodermen Zwickel, die mitunter starke Holzreaktion zulassen (Comarum palustre, Taf. III; Fig. 26, b). Die Radialzellreihen verdoppeln sich vielfach nach innen zu (Taf. III; Fig. 28, f, gg). Infolge dieser Erscheinung kommt es manchmal vor (in den Wurzelzweigen von Oenothera biennis, in der oberirdischen Achse von Rubus Idaeus), daß sich die einzelnen Jahrgänge im Polyderm

dergestalt markieren, daß vor Wiederaufnahme der Polydermentwicklung eine große Zahl der Initialzellen sich radial geteilt hat, z. B. bei Oenothera biennis, einem extremen Fall, drei bis fünfmal. So unterscheidet sich also hier eine Polydermlamelle des Vorjahres von einer solchen des laufenden Jahres durch einen größeren Tangentialdurchmesser der Radialreihen resp. durch eine geringere Anzahl der letzteren. Während diese Reihung im Prinzip in allen Polydermen vorhanden ist, so kommt sie doch in einigen wenigen oberirdischen Achsen minder exakt zum Ausdruck, so z. B. bei Fuchsia coccinea, Callistemon semperflorens. In den Wurzelpolydermen dieser Pflanzen herrscht jedoch wieder die übliche Regelmäßigkeit.

Da das Polyderm ein sich ständig von innen heraus erneuerndes Gewebe ist, so nehmen die Polydermlamellen an Alter und somit im Grad ihrer Entwicklung ab. Der jüngste Teil des Polyderms besteht aus Meristem. Im Winter hingegen sind alle Polydermlamellen desselben Querschnittes fast gleichweit ausgebildet. Die innerste ausgebildete Polydermlamelle weist stets noch die Initialschicht für die nächstkommende auf, und zwar ausnahmslos als unmittelbar der Endodermis innen anliegende Schicht. Selten nur kommt stellenweise begrenzt innerhalb der Initialschicht und genetisch mit dieser verbunden eine zweite Zellschicht vor (s. hierüber weiter unten). Normalerweise ist also in der jüngsten Polydermlamelle die Endodermis die zweitinnerste Zellschicht. Da die Initialschicht in den älteren Lamellen wegfällt, ist hier die Endodermis die innerste Schicht.

Die Gestalt der Polydermzellen ist die einer vierkantigen Säule mit horizontalen oder mehr oder minder schräg gestellten Endflächen. Die Hauptachse der Säule fällt mit der Längsachse des betreffenden Pflanzenteiles zusammen. So stellt sich also der Tangentialschnitt der Zelle als Rechteck oder Trapez (Taf. III; Fig. 21), der Querschnitt als Rechteck (Taf. II; Fig. 17, B) dar, und auch der radiale Vertikalschnitt bietet meist ein rechteckiges Bild (Taf. I; Fig. 11, P). Während alle Zellen ein und desselben Polyderms annähernd gleichen Radial- und Vertikaldurchmesser besitzen, nimmt der Tangentialdurchmesser nach außen naturgemäß infolge der Divergenz der Radialwandreihen zu, die um so größer ist, je dünner der betreffende Pflanzenteil ist. Auch können die Tangentialdurchmesser der Radialzellenreihen untereinander mehr oder minder verschieden sein, was bei Sanguisorba officinalis bis zum Verhältnis 1 : 4 führen kann. Vergleicht man die Größenverhältnisse der Zellen der Wurzel- und Zylinderendodermis mit denen des Polyderms, so kann man sagen, daß im allgemeinen wohl wenig oder keine Differenzen bestehen. Einige abweichende Beobachtungen nur sind zu verzeichnen. So sind die Polydermzellen von Rosa spinosissima und der Wurzel von Hypericum quadrangulum, Cuphea lanceolata, Monochaetum hirtum, Lythrum salicaria und Myrtus communis kleiner. Diese Erscheinung mag jedoch zum Teil mit dadurch bedingt werden, daß das Polyderm eben später entsteht, als Wurzel- und Zylinderendodermis, deren Zellen inzwischen durch das sekundäre Dickenwachstum des betreffenden Pflanzenteils gestreckt wurden. Äußerst selten und nie als Eigentümlichkeit der Spezies fand ich den Fall, daß die Polydermzellen einen größeren Tangentialdurchmesser zeigten.

Charakteristisch für die Polydermzellen ist, daß niemals Oxalatkristalle in ihnen vorkommen, selbst wenn das angrenzende Gewebe voll davon ist. So kommen Oxalatkristalle in Drusenform vor in der Außenrinde von Monochaetum hirtum, als einfache Kristalle in dem Holz von Potentilla alba und in der Außenrinde und dem Zylinder von Leptospermum laevigatum. — Alle Zellen des Polyderms lassen Plasmolyse zu (mittelst Zucker-, Kalinitrat- oder Glyzerinlösung) und zwar tritt sie im Zwischengewebe etwas eher und vollständiger ein, als in den Endodermen, in deren Zellen das Plasma sich nur von den Tangentialwänden zurückzieht, am Caspary'schen Streifen hingegen fest haften bleibt (vergl. Krömer 1903, pag. 139). Chloroplasten habe ich im Polyderm nie beobachten können; auch ergrünen die Chromatophoren bei Comarum palustre nicht, wenn man das tote Gewebe bis auf das Polyderm abträgt und dies so dem direkten Licht aussetzt.

Lentizellen, resp. dem ähnliche Gebilde kommen im Polyderm niemals vor. So gelang es auch Klebahn (1884, pag. 586) nicht, bei Rubus odoratus Lenticellen, Porenkork oder an diese erinnernde Durchlüftungseinrichtungen in seinem vermeintlichen Periderm festzustellen. Fritzsch (1887, pag. 203) stellte nun noch Versuche an, die diese Tatsache betreffen, um festzustellen, ob dieses vermeintliche Periderm tatsächlich luftundurchlässig sei. Er verfuhr in der Weise,

daß er ein U-förmiges Glasrohr auf der einen Seite mit dem Polyderm von Rubus verschloß und nun mittels im Rohr befindlichen Quecksilbers einen Unterdruck herstellte. Dieser hielt sich beliebig lange unverändert, daher also durch das Polyderm Luft nicht hindurchzuströmen vermochte.

Das Polydermmeristem. Das Meristem kann eine ganz außerordentlich verschiedenartige Flächenausdehnung annehmen, je nach der Intensität des jeweiligen Wachstums. Doch wechselt die Ausdehnung auch nach der betreffenden Art; so kann man bei Comarum palustre das Meristem bis 14 mm weit in der Längsrichtung verfolgen, während es sich z. B. bei Myrtus communis nur über einige Zellen erstreckt. Die Anzahl der tangentialen Zellreihen im vollentwickelten Meristem hängt natürlich davon ab, wie mächtig das Zwischengewebe angelegt werden soll. So ist die Zahl immer die der jeweils anzulegenden Tangentialreihen des Zwischengewebes plus zwei, die von der Endodermis und der Initialschicht eingenommen werden (Taf. II; Fig. 10, M). So ist die geringste Anzahl der Zellenreihen zwei, wenn kein Zwischengewebe gebildet wird und steigt nach meinen Beobachtungen bis auf neun (Rhizom von Potentilla alba). Nach dem Außenrande des Meristems hin nimmt die Zahl der Zellreihen naturgemäß ab, bis es in der Initialzellschicht seinen Ausgangspunkt erreicht. Die sonst so regelmäßige Tangentialreihung der Zellen fand ich einzig in der jungen Achse von Melaleuca ericifolia nicht völlig durchgeführt. Die Hauptausdehnung der Zellen im Querschnitt liegt in tangentialer Richtung (Taf. III; Fig. 28, a. Taf. I; Fig. 10, M).

Polydermendodermis. Als Beispiel des Verlaufes der Polydermendodermen kam ein vegetativer Rhizomzweig von Comarum palustre zur Untersuchung, der drei aufeinanderfolgende Jahrgänge besaß, von denen der letzte, jüngste noch nicht voll ausgebildet war, da das Exemplar bereits Ende Juni gesammelt war. Die Entwickelung muß man sich also bis zum Ende der Vegetationsperiode noch weiter fortgeschritten denken (Taf. IV; Fig. 30).

Die Zylinderendodermis (Z) zieht sich von 2 cm Entfernung vom Vegetationspunkt (C) aus durch alle drei Jahrgänge (I, II, III) ununterbrochen hindurch bis zur Basis des Zweiges (D). Die erste Polydermendodermis erstreckt sich von etwa 5 cm Entfernung (i) vom Vegetationspunkt bis zur Basis des laufenden Jahrganges (A). Verfolgt man die Verhältnisse von hier aus weiter nach unten, so erkennt man zunächst, daß die erste Polydermendodermis des Vorjahres (II) sich plötzlich, von unten heraufkommend, an die Zylinderendodermis mit dem ganzen Umkreis ihres oberen Randes anlegt (d). Über die Ansatzstelle (d) hinweg erstreckt sich nach unten hin die erste Polydermlamelle des laufenden Jahrganges (I), die so zur zweiten Polydermlamelle des vorigen Jahrganges (II) wird. Jedoch wird sie sehr schnell sekundär, primär und meristematisch (k) und ist nach kurzem Verlaufe verschwunden. Ein kurzes Stück weiter abwärts zeigt sich innerhalb der ersten Polydermendodermis wieder Meristem, primäre und sekundäre Endodermis und im umgekehrten Sinne nimmt das Gewebe gleich wieder ab und erscheint an anderer Stelle von neuem (g). Die zweite Polydermendodermis ist hier also im jüngsten Teil des vorjährigen Wachstums noch in Bildung begriffen, während sie als erste Polydermendodermis im laufenden Jahrgang bereits voll ausgebildet ist. Auch im ältesten Teile des vorigen Jahrganges (II) ist sie bereits fertig. An der Übergangsstelle (A) vom diesjährigen zum vorjährigen Teil ist bereits ein kurzes Stück einer zweiten resp. nach unten hin dritten Polydermendodermis ausgebildet (f). Die erste und zweite Polydermendodermis des Vorjahres (II) ziehen sich in den vorvorigen Jahrgang (III) hinein. Die zweite läuft hier jedoch über eine solche Endodermis hinweg, die noch in voller Bildung begriffen von der kalten Jahreszeit überrascht wurde und daher nur in einzelnen Partieen (h) vorhanden ist, die ihr Wachstum nicht wieder aufgenommen haben. Sie war noch im ersten Jahre des Bestehens des Sprosses entstanden. Die zweite Polydermendodermis des vorigen Jahrganges ist im vorvorigen somit zur dritten Polydermendodermis geworden. Die vierte und fünfte verlaufen nur im drittältesten Jahrgang (III), und zwar sind sie beide zusammen mit der dritten, die ununterbrochen in den nächstjüngeren Jahrgang läuft, im zweiten Jahre des Bestehens des Rhizomes angelegt. Die vierte und fünfte sind so spät in dieser Vegetationsperiode entstanden, daß sie zu keiner sehr ausgedehnten Entwicklung gekommen sind, sondern mit Eintritt der winterlichen Ruhe ihr Wachstum

einstellten. Auch im laufenden Jahre, also dem dritten Jahr des Bestehens dieses Rhizomteils hat dieser wieder zwei Polydermendodermen angelegt. Die eine ist die sechste, die sich besonders nach oben hin ausdehnt (l), die andere setzt sich an die fünfte an (e) und bildet so die Fortsetzung derselben, ohne daß diese jedoch ihr Wachstum wieder aufgenommen hätte, da ihre Ränder sich an die nächstäußere angelegt haben. Die Beobachtung dieser Tatsache ist erleichtert durch den bereits erwähnten Umstand, daß der obere Rand der Endodermen ausgebuchtet ist. Macht man einen Querschnitt durch die Wellenberge, so erscheinen diese als Bügel, die sich mit ihren Enden an die ältere Endodermis anschließen (vergl. Taf. IV; Fig. 25). Da die sich ansetzende jüngste Endodermis sich nun in die Wellentäler hineinzieht, so sieht man sie als Verbindung zwischen den Bügeln liegen. Dies Ansetzen einer Polydermendodermis an eine ältere, deren Längswachstum unterbrochen wurde, ist relativ selten. Im allgemeinen zieht sich die neue Endodermis über die Fragmente der älteren hinweg, ohne sie zu berücksichtigen.

Während die Endodermen des laufenden und vorigen Jahrganges alle leben, so ist die Zylinderendodermis im vorigen Teil bereits bei a tot, worauf bei b ihr zwei Polydermendodermen, bei c deren drei folgen, die teilweise abgeplatzt sind. Die Außenrinde ist bereits bei m abgestorben.

Indem nun der geschilderte Endodermenverlauf ein allgemeines Bild gibt, das teils ein regelmäßigeres, teils ein etwas unregelmäßigeres Gepräge haben kann, ist im Rhizom von Spiraea Ulmaria auch hierin wieder eine grundsätzliche Abweichung zu beobachten. Die Zylinderendodermis läuft wie gewöhnlich durch alle Jahrgänge regelmäßig hindurch. Verfolgt man jedoch die außerhalb derselben liegende eine Polydermendodermis vom Punkte der Sympodiumverzweigung (von wo aus die Zylinderendodermis ringsherum als Folgeendodermis entwickelt wird, vergl. pag. 47) an abwärts, so zeigt sich die Polydermendodermis im letztentwickelten Drittel dieses Achsenteiles regelmäßig ringsherum ausgebildet, wenngleich eine große Zahl von Zellen noch primär ist. Schreitet man mit der Beobachtung weiter zum mittleren Drittel hinab, so hat man zunächst das gleiche Bild. Bald jedoch machen sich verschiedentlich Partieen geltend, in denen keine Polydermendodermis ausgebildet wurde. Je weiter man kommt, desto mehr Parenchymzellen zeigen sich an Stelle der Endodermis, bis diese gänzlich von ihnen abgelöst ist. So zeigen sich im ersten Drittel des Rhizoms gar keine Zeichen einer Polydermbildung mehr. Kommt man nun an die Übergangsstelle vom diesjährigen zum vorjährigen Wachstum, so tritt plötzlich die Polydermendodermis wieder in Erscheinung. Auch in diesem Jahrgange ist sie im letzten Drittel am vollständigsten, im ersten Drittel gar nicht ausgebildet, und sämtliche vorhandenen Jahrgänge wiederholen dasselbe Bild, nur daß das Sekundär- und Tertiärstadium weiter fortgeschritten ist. Daraus ergibt sich also, daß in der ersten Zeit der Vegetationsperiode keine Polydermendodermis gebildet wird, sondern erst später, und auch dann zumeist unvollkommen, bis schließlich eine reguläre Polydermendodermis zustande kommt, die bereits an der Stelle, an der sich die Achse aufrichtet, wieder verschwindet.

Auch die Polydermendodermen treten ausschließlich als einschichtiges Gewebe auf. Selten nur zeigt sich der Fall, daß zwei Endodermen einander direkt anliegen, was schon für Sanguisorba officinalis erwähnt wurde und auch dort zu beobachten ist, wo eine Lücke in einer Endodermis nachträglich geschlossen wurde und die beiden Endodermenränder übereinandergreifen, was zumal bei geflickten Zylinder- und Wurzelendodermen zu beobachten ist. Selbst wenn die Endodermen in solchen doppelten Lagen in direktem genetischen Zusammenhange stehen, was ja unter den letztgenannten Verhältnissen sowieso nicht der Fall ist, kann man wohl kaum sagen, daß die Endodermis hier als mehrschichtiges Gewebe aufgetreten sei. — Da die Polydermendodermen Folgeendodermen sind und diese abgesehen von der Art ihrer Entwicklung normalen Endodermen in anatomischer und mikrochemischer Beziehung gleichen, so kann ich der Hauptsache nach auf die obige Abhandlung über Endodermen (pag. 34) und auf die bekannten Tatsachen verweisen.

Die embryonalen Endodermzellen sind wie die Meristemzellen im Querschnitt tangential gestreckt. Die Zellen treten naturgemäß vor den übrigen Zellen des Meristems durch nichts hervor, und man kann sie überhaupt nur an ihrer Lage als zweitinnerste Zellschicht des Meristems erkennen.

Das Primärstadium zeichnet sich durch den tangential um die Zelle laufenden Caspary'schen Streifen aus. Dieser reagiert in der bekannten Weise und zeigt die charakteristischen Wellungen, woraus

sich die Angaben über Verdickung der Zellwand an dieser Stelle erklären, von der die früheren Autoren (Sanio, Douliot, Weiß u. a.) in bezug auf das Polyderm schrieben. So hält sie z. B. Weiß (1890, pag. 18) im vermeintlichen Kork von Callistemon semperflorens für möglich, doch ist hier der Caspary'sche Streifen, wie auch bei Melaleuca ericifolia nur auffallend stark gewellt. Ohne Wellung fand ich den Streifen in den Polydermlamellen der Achse von Neillia amurensis. Die genannten Autoren, selbst noch Prodinger (1910), welche die betreffende Erscheinung bereits Caspary'sche Streifen nennt, halten die stoffliche Veränderung für eine Verkorkung, die seitlich fortschreitend in die Suberinlamelle übergeht, was natürlich für diesen Fall ebenso unrichtig ist wie für die Wurzel- und Zylinderendodermis. In bezug auf den chemischen Nachweis des Caspary'schen Streifens im Polyderm weisen einige Myrtaceen: Melaleuca ericifolia, Eugenia Ugni, Myrtus communis, Leptospermum laevigatum dieselbe Anomalie auf wie die Wurzelendodermen dieser Pflanzen, insofern, als sich der Caspary'sche Streifen durch kein Reagens sichtbar machen läßt. Ich verweise daher auf die ausführliche Besprechung an dem betreffenden Ort (pag. 35), auch in bezug auf den Nachweis des Caspary'schen Streifens im Sekundärstadium und in den Durchlaßzellen. Der Caspary'sche Streifen kann, wie bei den Wurzelendodermen, ganz verschiedene Breite und Lage in der Radialwand haben. So nimmt er ein: Bei Rosa microphylla $^1/_8$ der Radialwand, bei Callistemon semperflorens und Oenothera purpurea $^1/_3$, bei Melaleuca ericifolia $^1/_2$. Bei diesen liegt der Streifen in der Mitte der Wand. Etwas nach innen gerückt ist er bei Rubus Idaeus mit $^1/_5$, bei Fuchsia coccinea mit $^1/_4$ der Wandbreite. Bei Leptospermum laevigatum nimmt der Streifen die innersten $^2/_5$ ein. Die Gestalt der primären Endodermzellen verändert sich gegenüber den meristematischen nicht. Nur bei Leptospermum laevigatum zeigt sich eine allmähliche Radialstreckung (Taf. III; Fig. 28, b).

Auch die Gestalt der Zellen im Sekundärstadium bleibt gleich der der primären Zellen bis auf den Radialdurchmesser. Dieser ist mit der Bildung der Suberinlamelle mehr oder weniger gewachsen, so daß die Zelle sogar ihre Hauptausdehnung im Querschnitt in radialer Richtung haben können. Der Übergang von im Querschnitt tangential gestreckten Primärzellen zu radial gestreckten Sekundärzellen macht sich besonders drastisch geltend bei Myrtus communis, in der Achse von Callistemon semperflorens und bei Leptospermum laevigatum (Taf. III; Fig. 28, b—c^3). Bei letzterer Pflanze besitzt die Zelle schließlich doppelt so großen Radial- als Tangentialdurchmesser (Fig. 28, c^3). Vielfach kommt jedoch der Radialdurchmesser dem tangentialen annähernd gleich (Wurzel von Callistemon semperflorens), oder die Tangentialausdehnung überwiegt nur wenig (Comarum palustre; Taf. I; Fig. 13, E^3. Taf. III; Fig. 26, P), und bei besonders stark tangentialgestreckten Primärzellen bleibt die Tangentialausdehnung sogar im Sekundärstadium in auffallender Weise erhalten, wie bei Melaleuca ericifolia, Rubus reflexus (Taf. II; Fig. 17), Sanguisorba officinalis. In letzterer Pflanze kommen jedoch neben diesen stark tangential gestreckten Zellen andererseits dicht daneben wieder solche vor, deren Tangential- und Radialdurchmesser ziemlich gleich ist, so daß sie eine viermal so geringe Tangentialausdehnung haben wie die gestreckten. Dies alles gilt vor allem für die innerste Polydermendodermis. Je weiter außen sie jedoch liegt, desto größer ist der Tangentialdurchmesser ihrer Zellen, zumal in dünnen Pflanzenteilen. So sind die Zellen in der innersten Endodermis von Leptospermum laevigatum stark radial gestreckt, (Taf. III; Fig. 28, d) in der äußersten Endodermis radial und tangential fast gleich (Taf. III; Fig. 28, e). Der Radialdurchmesser der sekundären Zellen ist jedoch in allen Endodermen eines Polyderms annähernd derselbe. Nur bei Callistemon semperflorens fand ich einen beträchtlichen Wechsel der radialen Ausdehnung der Zellen innerhalb ein und derselben Endodermis, so daß letztere im Querschnitt einen höchst unregelmäßigen Eindruck machte.

Bei den oben erwähnten Pflanzen, die eine starke Streckung der Endodermzellen im Sekundärstadium zeigen, ist die Suberinlamelle unmittelbar nach der Anlage, also in noch nicht oder wenig gestreckten Zellen ebenso dick, wie in völlig gestreckten und in diesen ebenso dick wie in den nicht gestreckten Tangentialwänden. Auch ist der Grad der Suberinfärbung mit den üblichen Mitteln allenthalben der gleiche. Bei Leptospermum laevigatum (Taf. III; Fig. 28) aber zeigt sich in der jungen Sekundärzelle (c^1) eine geringere Intensität der Suberinfärbung, die erst in der völlig gestreckten Zelle (c^3) ihr Maximum erreicht. So erscheint die Sudanfärbung im Übergang von zartem Rosa bis zum satten

Rot, mit Chlorzinkjod von Hellgelb bis Braungelb. Die Suberinlamelle hat hier also noch eine besondere Entwicklung durchgemacht. Ob es eine Veränderung der Substanz ist, oder eine Verdickung der Lamelle durch Apposition, habe ich nicht zu entscheiden vermocht.

In den Endodermzellen der Wurzel von Potentilla alba kommen vielfach in der Suberinlamelle der Tangentialwände lokale Wellungen vor, die bandförmig in vertikaler Richtung verlaufen, so daß die Lamelle auf dem Querschnitt an drei bis vier Stellen ein kurzes Stück ebenso eine scheinbare Verdickung erzeugt, wie der gewellte Caspary'sche Streifen. — Während die Suberinlamellen im allgemeinen normal ringsherum angelegt sind, kommt in den Polydermendodermen einiger Pflanzen partielle Suberinauflagerung vor, entsprechend den auf pag. 36 beschriebenen Erscheinungen in Wurzel- und Zylinderendodermis, und zwar handelt es sich hierbei um dieselben Pflanzen, in denen meist eine Übereinstimmung der verschiedenen Endodermen auch in dieser Beziehung besteht. In nachfolgender Tabelle sind die Polydermendodermen mit Wurzel- und Zylinderendodermen dieser Pflanzen verglichen.

Tabelle V. Das Auftreten partieller Suberinauflagerung.

	Wurzel		Achse	
	Polydermendodermen	Wurzelendodermis	Polydermendodermen	Zylinderendodermis
Potentilla argyrophylla	geschlitzt	geschlitzt	geschlitzt	geschlitzt
Potentilla fruticosa ...	geschlitzt	geschlitzt	ganz geschlossen	ganz geschlossen
Rosa microphylla	geschlitzt	geschlitzt	geschlitzt	—
Rosa spinosissima	geschlitzt	geschlitzt	geschlitzt	ganz geschlossen
Rubus Idaeus	geschlitzt	geschlitzt	geschlitzt	geschlitzt, durchl., ganz geschl.
Rubus reflexus	durchlöchert	durchlöchert	ganz geschlossen	—

Aus der Tabelle geht hervor, daß in der Wurzel stets eine völlige Gleichartigkeit der Suberinauflagerungen zwischen Wurzelendodermis und Polydermendodermen besteht. Die Achse zeigt jedoch in zwei Fällen eine Differenz: Rosa spinosissima besitzt im Polyderm des unterirdischen Achsenteils geschlitzte Suberinauflagerung, in der Zylinderendodermis jedoch völlig geschlossene. Rubus Idaeus hat im unterirdischen Ausläufer im Polyderm geschlitzte Suberinlamellen, in der Zylinderendodermis geschlitzte bis geschlossene in einer gewissen Entwicklung mit Übergangsstadien in Form durchlöcherter Lamellen (Taf. II; Fig. 7). In zwei Fällen ist ein Vergleich nicht möglich, da überhaupt keine Zylinderendodermis zu konstatieren ist. Wurzel- und Achsenpolyderm sind nur in zwei Fällen verschieden, und zwar bei Rubus reflexus (Taf. II; Fig. 8) und Potentilla fruticosa, die beide in der Wurzel partielle Suberinauflagerung, in der oberirdischen Achse jedoch ganz geschlossene Lamellen aufweisen. In den übrigen Fällen stimmt Wurzel- und Achsenpolyderm überein.

In den verschiedenen Polydermen gibt es dreierlei Arten von Endodermen. Erstens solche, die ihr Sekundärstadium sofort durchweg in allen Zellen zugleich anlegen. In dem Fall ist die innerste Polydermendodermis ganz geschlossen. Dies kommt z. B. vor bei Rosa microphylla, Sanguisorba officinalis, Monochaetum hirtum, Melaleuca ericifolia. Zweitens kann der Schluß allmählich stattfinden. In diesem Falle weist die innerste sekundäre Endodermis noch eine Anzahl primärer Zellen auf, die in der nächstäußeren an Zahl vermindert sind, und erst in der äußersten Endodermlamelle ist der Schluß vollkommen. Dieser Fall liegt vor bei Leptospermum laevigatum, Fuchsia coccinea, Potentilla fruticosa, Oenothera purpurea, in der Wurzel von Neillia amurensis. Doch können auch bei diesen Pflanzen als Ausnahme hie und da Durchlaßzellen bestehen bleiben. Die dritte Art schließt sich nie ganz, sondern auch die äußerste, älteste Endodermis behält eine Anzahl Durchlaßzellen im Primärstadium. Auch hier ist die Zahl der primären Zellen in der innersten Endodermis vielfach noch etwas größer. Als Beispiel können dienen: Escallonia rubra und Epilobium hirsutum, mit einer Durchlaßzelle auf zehn vollentwickelte

Endodermzellen der äußersten Endodermis, Lythrum salicaria und Comarum palustre mit dem Verhältnis 1 : 8, Agrimonia eupatoria mit 1 : 5, Alchemilla vulgaris mit 1 : 3. Ferner treten Durchlaßzellen in der äußersten Endodermis auf bei Potentilla alba, Potentilla fruticosa, Fragaria vesca, Potentilla argyrophylla. Bei Rubus Idaeus, Rosa spinosissima und Cuphea lanceolata kommen nur außerordentlich wenig vor.

Bemerkenswert ist, daß die Durchlaßzellen, die im normalen Falle immer einzeln auftreten, vielfach in einer gewissen Beziehung von Endodermis zu Endodermis zueinander stehen, denn sie liegen mehr oder minder auffällig radial angeordnet, so daß eine Durchlaßzelle ungefähr radial über einer der nächstinneren Polydermendodermis steht. Man kann dies am besten bei Comarum palustre und Potentilla alba beobachten. Selten kommen die Durchlaßzellen vergesellschaftet vor, bis zu dreien senkrecht übereinander, oder hin und wider zu zweien nebeneinander. Bei Alchemilla vulgaris bleiben ganze Zellkomplexe dauernd primär. Mitunter zeigt sich, daß eine Durchlaßzelle im späteren Alter sich tangential geteilt hat, indem innerhalb oder außerhalb vom Caspary'schen Streifen eine Wand entstanden ist. Meist geht damit Hand in Hand, daß die Endodermzelle in das Sekundärstadium getreten ist, und die abgeschnürte Zelle ist oft metakutisiert. Die Durchlaßzellen haben die Gestalt der anderen Endodermzellen, oder die Tangentialwände sind konkav gekrümmt (Taf. IV; Fig. 25, B. Taf. I; Fig. 11, D). Auch haben sie mitunter einen geringeren Tangential- und fast immer einen geringeren Radialdurchmesser, was wohl mit der Größenzunahme der übrigen Endodermzellen während der Suberineinlagerung zu tun hat. Der Vertikaldurchmesser ist hingegen immer der gleiche.

Dauernd im Sekundärstadium verharren die Endodermen oberirdischer wie unterirdischer Polyderme von Epilobium hirsutum, Leptospermum laevigatum, Lythrum salicaria, Myrtus communis, Melaleuca ericifolia, Monochaetum hirtum, Potentilla fruticosa. Bei Fuchsia coccinea und Oenothera purpurea bilden sich viele Endodermzellen nur sekundär aus, andere treten in das Tertiärstadium ein. Hypericum quadrangulum hat nur in der oberirdischen Achse sekundäre Polydermendodermen, im Rhizom und in der Wurzel hingegen tertiäre. Zu bemerken ist, daß bei einigen der genannten Pflanzen: Fuchsia coccinea, Lythrum salicaria, Monochaetum hirtum, Oenothera purpurea die Wurzel- und Zylinderendodermis hingegen das Tertiärstadium ausbilden. Auch bei Epilobium hirsutum besitzt die Wurzelendodermis wenn auch nur sehr dünne Tertiärlamellen. Bei Leptospermum laevigatum, Melaleuca ericifolia, Myrtus communis, Potentilla fruticosa sind a l l e vorkommenden Endodermen sekundär (vgl. auch über diese Verhältnisse die Tabelle VI).

Das Tertiärstadium entwickelt sich in bekannter Weise durch Einlagerung von Kohlehydratlamellen und Entwicklung von tertiären Stützwänden, wobei keine Größenveränderung der Zelle gegenüber der sekundären mehr stattfindet. Die Lamellen werden in sehr verschiedener Mächtigkeit angetroffen. So kommen besonders reichliche Einlagerungen vor, z. B. bei Potentilla argyrophylla, Potentilla alba, Comarum palustre. Nur dünn sind sie bei Cuphea lanceolata, Callistemon semperflorens, Rubus reflexus und die gelegentlichen Tertiärauflagerungen von Oenothera purpurea. Weiter zeigen das Tertiärstadium der Polydermendodermen: Agrimonia eupatoria, Neillia amurensis, Rosa microphylla, Rosa spinosissima, Rubus Idaeus, Fuchsia coccinea (zum Teil) und in Wurzel und Rhizom Hypericum quadrangulum. Meist sind die Tertiärlamellen ringsherum gleichmäßig dick aufgelagert. Doch kommt auch der Fall vor (Rosa microphylla), daß sie auf der inneren Tangentialwand etwas dicker sind als auf der äußeren. Auch füllen sie oft die Kanten der Zellen reichlicher aus. Die Tertiärlamellen sind gelegentlich, wohl infolge von Tüpfelung, ziemlich unregelmäßig und höckerig (Potentilla alba, Fragaria vesca Taf. II; Fig. 14, i). Nicht in allen Endodermen eines Polyderms sind die Tertiärlamellen gleich dick. So ist die innerste Endodermis oft sogar noch sekundär oder zeigt doch nur erst sehr dünne Tertiärlamellen, und erst die äußerste besitzt sie in voller Dicke (Taf. II; Fig. 17). Ebenso kann die Dicke der Tertiärlamellen in verschiedenen Teilen ein und derselben Pflanze, und auch wohl innerhalb der Art variieren. Das Tertiärstadium ist am häufigsten in den unterirdischen Polydermendodermen anzutreffen. Relativ selten ist es in der oberirdischen Achse.

Die tertiären Stützwände tragen denselben Charakter wie in Wurzel- und Zylinderendodermis, und ich kann daher auch hier wegen aller Einzelheiten auf die entsprechenden Ausführungen (pag. 44)

verweisen. Die Anzahl der Stützwände innerhalb einer Endodermis ist im Polyderm meistens kleiner als in der dazu gehörigen Wurzel- oder Zylinderendodermis. Dies hängt wohl hauptsächlich damit zusammen, daß die letzteren viel leichter einem Zusammenpressen ausgesetzt sind, da ja die meisten Radialwandreihen des Polyderms auf die Tangentialwände dieser Endodermzellen treffen. Sie bedürfen also viel eher einer Aussteifung als die Polydermendodermzellen, bei denen ja der Druck der von innen drängenden Radialwandreihen meist von den Radialwänden selbst aufgenommen wird. Sehr vielfach sieht man daher, daß dort, wo eine Radialwand einer Polydermzelle auf die Tangentialwand einer Wurzel- oder Zylinderendodermzelle auftrifft, eine Stützwand dem Druck begegnet (Taf. III; Fig. 26, a. Taf. I; Fig. 6, a, b). Die Polydermendodermzellen besitzen zumal dann eine Stützwand, wenn nach Verdoppelung einer Radialzellreihe des Polyderms die neue Zellwand auf die Tangentialwand der Endodermzelle drückt (Taf. II; Fig. 17, f). Doch können die Stützwände auch sonst allenthalben und zu mehreren in den Zellen auftreten. Vielfach ist die Zahl der Stützwände innerhalb des Wurzelpolyderms größer als im Polyderm des Rhizoms. So zeigen sich in der Wurzel von Alchemilla vulgaris in der einzelnen Zelle bis zu fünf, während die Polydermendodermzellen des Rhizoms selten mehr als wie eine enthalten. Innerhalb ein und desselben Polyderms nehmen sie an Zahl zu mit dem Wachstum der Tertiärauflagerung. Daher hat die innerste Polydermendodermis keine, die äußerste die meisten aufzuweisen. Auch die tertiären Stützwände kommen (wie auch die Tabelle VI zeigt) in den unterirdischen Polydermen häufiger vor, als in denen der oberirdischen Achse. Vergleicht man diesen Befund mit dem bei Wurzel- und Zylinderendodermis, so findet man, daß die Wurzelendodermis bei weitem am meisten, die Zylinderendodermis des Rhizoms viel weniger häufig und die der oberirdischen Achse keine tertiären Stützwände führt.

Tabelle VI. Die Entwicklungsstadien der verschiedenen Endodermen im Verhältnis zu einander.

	Wurzel.		Unterirdische Achse.		Oberirdische Achse.	
	Wurzelendod.	Polydermendod.	Zylinderendod.	Polydermendod.	Zylinderendod.	Polydermendod.
Leptosperm. laevigat. .	sekundär	sekundär			—	sekundär
Melaleuca ericifolia . . .	,,	,,			—	,,
Potentilla fruticosa . . .	,,	,,			sekundär	,,
Monochaetum hirtum. .	tertiär	,,			,,	,,
Lythrum salicaria	tert. Stützwänd.	,,	tertiär	sekundär	—	,,
Oenothera purpurea . .	,, ,,	sekund. od. tert.			—	sekund. od. tert.
Fuchsia coccinea	,, ,,	,, ,, ,,			—	,, ,, ,,
Potentilla argyrophylla	,, ,,	tertiär	,,	tertiär	tertiär	tertiär
Agrimonia eupatoria . .	,, ,,	,,	,,	,,	—	—
Cuphea lanceolata	,, ,,	,,	—	,,	—	—
Callistem. semperflor. .	,, ,,	,,			tertiär	tertiär
Rosa spinosissima	,, ,,	,,	tert. Stützwänd.	,,	—	—
Hypericum quadrang. .	,, ,,	tert. Stützwänd.	,, ,,	tert. Stützwänd.	sekundär	sekundär
Comarum palustre	,, ,,	,, ,,	,, ,,	,, ,,	—	—
Potentilla alba	,, ,,	,, ,,	,, ,,	,, ,,	—	—
Rubus Idaeus	,, ,,	,, ,,	,, ,,	,, ,,	—	tert. Stützwänd.
Rubus reflexus	,, ,,	,, ,,			—	,, ,,
Rosa microphylla	,, ,,	,, ,,	—	,, ,,	—	—

Die Tabelle ist so zusammengestellt, daß sie oben mit den Pflanzen beginnt, deren Endodermen sämtlich im Sekundärstadium verharren, und mit den Pflanzen aufhört, die ihre Endodermen bis zum Tertiärstadium mit tertiären Stützwänden ausbilden. Dazwischen geordnet sind die Pflanzen in aufsteigender Reihe nach Maßgabe der Häufigkeit und des erreichbaren Entwicklungsgrades des Tertiärstadiums innerhalb des Pflanzenkörpers. So zeigt sich in den unterirdischen Pflanzenteilen eine gewisse Gesetzmäßigkeit: Tritt das Tertiärstadium in einer Pflanze überhaupt in Erscheinung, so wird davon deren Wurzelendodermis betroffen (Monochaetum hirtum). Zeigt sich das Tertiärstadium gleichzeitig

auch an einer anderen Endodermengattung, so ist dies die Zylinderendodermis der unterirdischen Achse (Lythrum salicaria). Erst an dritter Stelle erscheint das Tertiärstadium auch in den Polydermendodermen (Potentilla argyrophylla), so daß diese also nur dann tertiär ausgebildet sind, wenn dies auch für Wurzel- und Zylinderendodermis zutrifft. Dieselbe Reihenfolge wiederholt sich auch in der qualitativen Ausbildung des Tertiärstadiums. Wird dies an irgend einer Stelle bis zu tertiären Stützwänden entwickelt, so geschieht es in der Wurzelendodermis (Lythrum salicaria), an zweiter Stelle in Wurzel- und unterirdischer Zylinderendodermis gleichzeitig (Rosa spinosissima). Erst sofern diese beiden Endodermgattungen tertiäre Stützwände besitzen, kann dies auch für die Polydermendodermen zutreffen (Hypericum quadrangulum). Dabei zeigen sich das Tertiärstadium sowie die Stützwände im Wurzelpolyderm und Polyderm der unterirdischen Achse immer gleichzeitig. Zylinderendodermis und Polyderm kommen in der oberirdischen Achse nicht häufig genug vor, um auch hierauf die Gesetzmäßigkeit ausdehnen zu können. Doch scheint es, als ob die oberirdische Zylinderendodermis und die Polydermendodermen der oberirdischen Achse in der Existenz des Tertiärstadiums und der Stützwände den Polydermendodermen des unterirdischen Teiles noch nachstehen. Jedenfalls läßt sich auch bei der oberirdischen Achse in den allerdings lückenhaften Vertikalreihen der Tabelle eine Steigerung im Grad der Endodermentwicklung feststellen, wenngleich bei Hypericum quadrangulum eine Unterbrechung geschieht.

Während wohl vielfach die Wurzel-, Zylinder- und Polydermendodermen einer Pflanze den gleichen Entwicklungsgrad erreichen, geht doch aus der obigen Betrachtung hervor, daß dies nicht immer der Fall zu sein braucht. Die Wurzelendodermis kann vielmehr tertiäre Stützwände besitzen, während die entsprechenden Polydermendodermen nur gewöhnliche Tertiärlamellen oder gar nur das Sekundärstadium erreichen brauchen. Dieselben Verhältnisse können auch zwischen Zylinderendodermis der unterirdischen Achse und den dazu gehörigen Polydermendodermen bestehen. Niemals aber habe ich gefunden, daß die Polydermendodermen ein höheres Entwicklungsstadium erreichten als die entsprechenden Wurzel- und Zylinderendodermen, sondern das Polyderm steht bei Ungleichheit stets nach.

In bezug auf den Zellinhalt der Endodermzellen des Polyderms läßt sich nichts Besonderes sagen. Sie gleichen auch in dieser Beziehung den bereits bekannten Wurzelendodermzellen. Stärkekörner, die ja auch dort vorkommen, zeigen sich vielleicht etwas öfter als Einschluß. Fett kommt hin und wider, zumal vor und während der Ausbildung des Sekundärstadiums, in größeren Massen vor. Es nimmt Suberinfärbung an und läßt sich mittels Chloroform ausziehen.

Z w i s c h e n g e w e b e. Das Zwischengewebe besteht aus einer mehr oder minder großen Zahl von Tangentialreihen. Diese wechseln bei den Polydermen verschiedener Pflanzen sowohl als innerhalb desselben Individuums. Im allgemeinen kann man sagen, daß gleichsinnig mit dem jeweiligen Durchmesser des betreffenden Pflanzenteiles die Anzahl der Zellreihen im Zwischengewebe kleiner oder größer ist (bis zu einem gewissen Durchschnittswert). Damit mag auch zusammenhängen, daß das Zwischengewebe der Wurzel meist weniger mächtig ist als das der Achse. Allermeist tritt es mehrschichtig auf In Tabelle VII (Seite 81) gebe ich einige Durchschnittswerte an.

Das Zwischengewebe besitzt im normalen Zustand stets Interzellularen, und zwar solche von mäßigen Dimensionen. Ebenso sind Interzellularen stets ausgebildet zwischen dem Zwischengewebe und der nächstinneren Polydermendodermis, selten jedoch der nächst äußeren. Hier schließen also die äußerste Zwischengewebezellreihe (Taf. II; Fig. 14, l) und die Endodermis (Taf. II; Fig. 14, h) meistens Interzellularenfrei aneinander, bis auf einige gegenteilige Fälle, die ich beobachtete, so bei Melaleuca ericifolia, Lythrum salicaria, Fuchsia coccinea, Hypericum quadrangulum und als Unregelmäßigkeit manchmal bei Potentilla alba. Dabei ist jedoch zu bemerken, daß bei diesen Pflanzen die Interzellularen an diesen Stellen erst auffallend spät auftreten. So besitzt meist die innerste ausgebildete Polydermlamelle deren noch nicht, wohingegen die übrigen Interzellularen der Polydermlamelle in voller Größe vorhanden sind. Man kann dies vornehmlich an Lythrum salicaria verfolgen, bei der erst innerhalb der dritten, äußersten Polydermendodermis diese Interzellularen völlig entwickelt sind. Merkwürdigerweise gibt Weiß (1890, pag. 8) gerade für diese Pflanze an, daß an der betreffenden Stelle keine Interzellularen auftreten. — Die Interzellularen sind im Quer-

Tabelle VII.
Die Anzahl der Zellreihen des Zwischengewebes einer Polydermlamelle.

	Zellenreihen in der	
	Achse	Wurzel
Agrimonia eupatoria	2	2
Callistemon semperflorens	1—2	1
Cuphea lanceolata		1—3
Hypericum quadrangulum	2—1	1—2
Lythrum salicaria	3—1	I—3
Melaleuca ericifolia	1—2	1
Potentilla alba	3—4 (oberird.)	1—3
Potentilla alba	5—7 (Rhizom)	
Potentilla fruticosa	2	2
Rosa microphylla	1—2	1
Rosa spinosissima	2—1	1
Rubus Idaeus	2—3	1—3
Rubus phoenicolasius	2—3	2—1
Rubus reflexus	3	2
Sanguisorba officinalis	1—2	1

schnitt im Zwischengewebe viereckig (Taf. II; Fig. 14, c), zwischen diesem und einer Polydermendodermis oft nur dreieckig mit der Spitze letzterer abgewandt (k). Sie fehlen einzig und allein dort fast völlig, wo das Zwischengewebe metakutisiert ist (siehe weiter unten; Melaleuca ericifolia, Monochaetum hirtum, Callistemon semperflorens, Leptospermum laevigatum, Sanguisorba officinalis, Fuchsia coccinea). An solchen Stellen hat das Zwischengewebe auch seine sonst so überaus regelmäßige Struktur verloren und macht einen unregelmäßigen, korkgewebeartigen Eindruck.

Das Zwischengewebe ist stets von den benachbarten Geweben durch die dazugehörige Polydermendodermis völlig abgetrennt, also wie schon bemerkt auch da, wo es in der Längsrichtung ein Ende erreicht. Dies trifft natürlich nicht zu einerseits für Zwischengewebe, die sich in der Längsrichtung noch weiter differenzieren wollen, andererseits für das äußerste Zwischengewebe von Polydermen, die sich nicht unter einer Zylinder- oder Wurzelendodermis entwickeln. Da dieses Zwischengewebe, um auch hier diesen Ausdruck beizubehalten, ja zwischen der äußersten Polydermendodermis und dem Gewebe der Außenrinde liegt, steht es natürlich mit letzterer in direkter Kommunikation. Hier walten dieselben Verhältnisse ob wie beim Bildungsgewebe einer als Folgeendodermis entstandenen Zylinderendodermis.

Die Zwischengewebezellen entsprechen im Tangentialdurchmesser stets der zugehörigen, also nach innen folgenden Polydermendodermzelle. Im Radialdurchmesser können sie, wenngleich sie auch hierin mit der Endodermis oft übereinstimmen (Taf. I; Fig. 13. Taf. II; Fig. 14), Abweichungen zeigen. So sind sie vielfach in dieser Richtung um ein geringes kleiner als die Endodermzellen (Taf. II; Fig. 17). Niemals jedoch sind sie radial gestreckt, sondern weisen höchstens gleichen Radial- und Tangentialdurchmesser auf (Taf. III; Fig. 26, Z), daher die größte Differenz zwischen dem Radialdurchmesser der Zwischengewebe- und der Endodermzellen bei den Pflanzen zu verzeichnen ist, die radial gestreckte Endodermzellen besitzen (Taf. III; Fig. 28). In diesen Polydermen kommen sogar ganz besonders flache Formen der Zwischengewebezellen vor. Sie sind offenbar durch das Radialwachstum der Endodermzellen zusammengedrückt worden. So sind die Zwischengewebezellen z. B. bei Leptospermum laevigatum mitunter so flach, daß man sie leicht übersieht, da sie kaum noch ein Lumen besitzen. Weiter sind sie im Gegensatz zu den Endodermzellen besonders flach in der Achse von Monochaetum hirtum und vielfach bei Rubus Idaeus.

Die Wände der Zwischengewebezellen sind meist nicht sonderlich verdickt. Doch kommen auch beträchtliche Auflagerungen von Kohlehydratlamellen vor (Potentilla alba), wobei dann durch Tüpfel meist eine sehr unregelmäßige Innenfläche geschaffen ist. Der Grad der Verdickung entspricht immer annähernd der Mächtigkeit der Tertiärlamellen der Polydermendodermen. Bei Alchemilla vulgaris zeigten sich in den Zellen des ältesten Zwischengewebes gelegentlich durch nachträgliche Kohlehydratauflagerungen gebildete Radialwände analog den tertiären Stützwänden der Endodermen, ein Fall, den ich sonst nirgends beobachtet habe. Die Verdickungsschichten sind ringsherum gleichmäßig stark aufgelagert, mit nur wenigen Ausnahmen. So ist bei Eugenia Ugni die Innenseite etwas dicker und bei Stephanandra tanakae geht, wie es nach einer Beobachtung von Prodinger (1910, pag. 8, Fig. 3 und 2) anzunehmen ist, in der Wurzel die innenseitige Verdickung fast bis zum Verschwinden des Zellumens. Im allgemeinen bestehen die Wände der Zwischengewebezellen aus reinen Kohlehydraten und weisen daher mit Chlorzinkjod rein blaue Farbe auf. Nirgends verholzt das Zwischengewebe durchweg, obgleich man dies aus mannigfachen Angaben in der Literatur hätte schließen können. Bei dem einzigen Male, daß ich ein Zwischengewebe verholzt, ja sogar sklerotisch fand, handelte es sich um eine Abnormität in dünnen Wurzeln von Potentilla fruticosa, in deren Polyderm vielfach, aber durchaus nicht durchgängig, zwei nicht verholzte Zwischengewebe mit einem verholzten abwechselten. Ich komme auf diesen eigenartigen Fall bei der wiederholten Polydermbildung nochmals zu sprechen. In den Zwischengeweben einiger Pflanzen kommen aber verholzte Zellen einzeln oder in kleinen Komplexen mitunter vor, ohne daß ihr Auftreten an eine bestimmte Regelmäßigkeit gebunden ist, und ohne daß eine Ursache für das plötzliche Verholzen ersichtlich ist. So findet man diese Erscheinung z. B. bei Myrtus communis, Potentilla alba, Eugenia Ugni, Leptospermum laevigatum. Bei letzterer Pflanze tritt die Verholzung in der Wurzel an denjenigen Stellen der ersten Polydermlamelle ein, an denen vor der Polydermbildung bereits der Wurzelendodermis anliegende Parenchymzellen verholzten. In der zweiten Polydermlamelle fällt jedoch diese Erscheinung weg. In der Achse dieser Pflanze zeigt sich die Verholzung der Zwischengewebezellen an beliebigen Stellen des Polyderms in geringer Ausdehnung. In derselben unvermittelten Art sklerotisieren mitunter engbegrenzte Stellen des Zwischengewebes, doch nie ohne gleichzeitige Verholzung der Zellen. Dies ist zum Teil bei denselben Pflanzen der Fall, die auch bloß verholzte Zellen aufweisen, so bei Potentilla alba, bei Leptospermum laevigatum (in der Achse) (Taf. III; Fig. 28, i), wie bemerkt bei Potentilla fruticosa und ferner bei Monochaetum hirtum.

Auch Metakutisierung der Zwischengewebezellen kommt meist nur als Unregelmäßigkeit und nur sehr selten vor. So können allenthalben einzelne, der Polydermendodermis außen anliegende Zwischengewebezellen eine Suberinlamelle anlegen (Lythrum salicaria, Comarum palustre, Potentilla alba, Leptospermum laevigatum, Taf. III; Fig. 28, h), ein Fall, der ja auch bei Rindenzellen an Wurzel- oder Zylinderendodermen eintritt. Eine reguläre Metakutisierung des ganzen Zwischengewebes ist jedoch nur bei wenigen Pflanzen gefunden worden und dann auch nie als Eigentümlichkeit des ganzen Polyderms derselben, vielmehr nur in relativ geringer Ausdehnung und niemals in der Wurzel. So z. B. bei Sanguisorba officinalis, in deren Rhizom sich die erste Polydermendodermis an Stellen, an denen ein Blattleitbündel aus dem Zylinder austritt, in einem Bogen um dies Leitbündel herum differenziert hat, so daß es zwischen Zylinderendodermis und Polydermendodermis in einem schmalen Parenchymmantel eingebettet ist. An dieser Stelle nun ist das Zwischengewebe der ersten Polydermlamelle metakutisiert, was zum Teil auch für die genannten Parenchymzellen zutrifft, so daß das Leitbündel an der Innenseite mit einem Halbkreis metakutisierter Zellen nach dem Polyderm hin abgegrenzt ist. Bei Leptospermum laevigatum zeigt sich das Zwischengewebe in der Achse unvermittelt stellenweise metakutisiert. Dabei sind die Zellen etwas mehr radial gestreckt als sonst, so daß sie gleichen Radial- und Tangentialdurchmesser besitzen. Nicht selten tritt die Metakutisierung des Zwischengewebes bei Callistemon semperflorens ein. Der Zentralzylinder ist hier nicht rund sondern zeigt Kanten, und an diesen ist die Metakutisierung vornehmlich zu finden. Daraus erklärt sich wohl die Bemerkung, die Weiß (1890, pag. 18) über Callistemon lanceolatum macht: „Der Stamm dieser Pflanze ist kantig resp. rinnig, und daher zeigt auch noch das Phloem . . . . . ent-„sprechende Einbuchtungen. Im weiteren Verlauf der Korkbildung nun bilden sich in den Einbuch-

„tungen fast regelmäßig abwechselnd Kork- und Phelloidzellen, außerhalb der nach außen vorspringenden „Kanten des Hartbast aber sind Phelloidzellen selten, fehlen oft, so daß hier zwei, oft drei Korkzellen „hintereinander liegen.“ Bei Fuchsia coccinea und Monochaetum hirtum kommt ebenfalls vielfach, mitunter ziemlich ausgedehnt, metakutisiertes Zwischengewebe vor. Melaleuca ericifolia zeigt, wie schon bemerkt, eine Metakutisierung der Rindenzellen außerhalb des Polyderms (Taf. III; Fig. 23, a). Ebenso metakutisieren die daran anschließenden Zwischengewebezellen durchweg und nehmen das Aussehen von Rindenzellen an (b). Auch das Zwischengewebe der zweiten Polydermlamelle zeigt noch diese Erscheinung, wenn auch weniger umfangreich. In allen diesen Fällen sind die metakutisierten Zwischengewebezellen vornehmlich in radialer Richtung etwas mehr gestreckt als die übrigen und infolge des Druckes, den sie durch die Größenzunahme aufeinander ausüben, sind die Interzellularen verschwunden. Ferner haben die Zellen ihren rechteckigen Querschnitt verloren und polygonale Gestalt angenommen. Daher macht das Zwischengewebe hier dadurch, daß die Reihung der Zellen verschwunden ist, einen gänzlich anderen, unregelmäßigen Eindruck. Die Endodermen treten aus diesem Gewebe, sofern sie überhaupt ohne weiteres zu erkennen sind, durch eine etwas regelmäßigere Tangentialreihung hervor. Doch muß man zur sicheren Feststellung derselben meist erst Verseifung des Suberins und Färbung des Caspary'schen Streifens vornehmen, oder sicherer die Genese genau verfolgen.

In Zwischengewebezellen kommt als Einschluß Stärke in äußerst wechselndem Maße vor. Am stärksten war sie da vorhanden, wo sich oberhalb der Polydermbildung in der Achse eine „Stärkescheide“ befand. Mit dem Einsetzen der Polydermbildung lag dann die Stärke im äußersten Zwischengewebe (Fragaria vesca). Sie kommt in den Zwischengewebezellen reichlicher vor als in den Endodermzellen.

I n i t i a l s c h i c h t. Die Initialschicht ist unter allen Umständen einschichtig. Rein anatomisch kann man zwei Arten von Initialschichten unterscheiden: Diejenige, die als Ausgangspunkt für das gesamte Polyderm dient und diejenige, die jeweils der innersten Polydermlamelle angehört und die nächste Polydermlamelle zu erzeugen hat. Entwickelungsgeschichtlich sind beide jedoch identisch, da sich die ursprünglichen Initialzellen aus ihren inneren Hälften jedesmal regenerieren und die jeweils äußeren Hälften eine Polydermlamelle entstehen lassen.

Die u r s p r ü n g l i c h e Initialschicht ist eine aus unregelmäßigen, polygonalen und verschieden großen Parenchymzellen gebildete Zellschicht, die sich morphologisch von den benachbarten durch nichts auszeichnet. Sie ist lediglich topographisch bestimmt. Die zur innersten Polydermlamelle gehörige Initialschicht (Taf. I; Fig. 13, J) trägt in den Ruhepausen durchaus somatischen Charakter. Sie ist nur durch ihre Lage unmittelbar innerhalb der Polydermendodermis gekennzeichnet. Liegen ausnahmsweise zwei genetisch zueinander gehörige Zellschichten innerhalb der Polydermendodermis (Taf. II; Fig. 17), so zeichnet sich die Initialschicht (d) durch nichts Besonderes aus. Von der ursprünglichen Initialzellschicht des gesamten Polyderms weicht sie durch die exakte reihenmäßige Anordnung ihrer Zellen ab und durch die regelmäßige Gestalt und Größe derselben, worin diese den zugehörigen Zwischengewebezellen gleichen. Die Zellwände sind wie bei letzteren durch Kohlehydratlamellen verdickt und die Zellen infolgedessen als Parenchymzellen zu bezeichnen. Die innerste Zellschicht eines Polyderms mit begrenztem Wachstum, die also streng genommen nicht mehr als Initialschicht bezeichnet werden darf, läßt in ihren Zellen keinerlei Unterschiede von den später wieder tätigen Initialzellen erkennen.

Das abgestorbene Polydermgewebe.

Das tote Polydermgewebe sitzt dem Polyderm, wie schon bemerkt, in mehr oder minder dicken Schichten locker auf (Taf. I; Fig. 13, A). Durchschnittlich sind vielleicht noch ein bis drei tote Polydermlamellen vorhanden; und nur selten findet man eine größere Zahl vor, wie z. B. an der unterirdischen Achse von Rosa microphylla, an der noch bis zu zwölf in einer annähernd 1 mm dicken Schicht sich befinden können. Das tote Gewebe sticht durch seine braune bis schwarzbraune Farbe und ferner durch seine geringe Widerstandsfähigkeit gegen mechanische Angriffe von dem lebenden Polyderm ab. Makroskopisch

macht das tote Polyderm fast den Eindruck von Kork, besitzt aber im Gegensatz dazu meist keinerlei inneren Halt, so daß es nur locker röhrenförmig, mit vielen Längsrissen versehen, um den Pflanzenteil herumliegt. Meist läßt es sich daher mit Leichtigkeit Lamelle für Lamelle abschälen, oder es schülfert bei der geringsten Berührung schuppenartig ab. Eine gewisse Festigkeit besitzen die toten Polydermmassen nur selten, und dann nur in der oberirdischen Achse (Myrtaceae).

Mikroskopisch erscheint das tote Polydermgewebe meist gleichförmig braun und nur bei wenigen Pflanzen (Myrtus communis, Lythrum salicaria) erscheinen die Endodermen heller als das Zwischengewebe. Das tote Gewebe schließt nach innen stets mit einem Zwischengewebe ab (Taf. I; Fig. 13, Z^1), da die äußerste Zellschicht des lebenden Polyderms (B, C) ja eine Endodermis (E^1) ist. Die Außengrenze des toten Gewebes ist zerfetzt und uneben (Taf. I; Fig. 13. Taf. III; Fig. 28, K), so daß die Dicke desselben schroff wechselt. Infolge des Dickenwachstums sind tief einschneidende Risse vorhanden, die bis auf das lebende Polyderm reichen. Das ganze Gewebe macht einen viel unregelmäßigeren Eindruck als das lebende Polyderm. Teilweise, zumal außen, sind die Zellen, kollabiert, oder sie sind so zueinander verschoben, daß keine genaue Reihung der Radialwände mehr vorhanden ist (Taf. II; Fig. 14). Die Endodermzellen haben untereinander noch einigermaßen festen Halt, und sie erleiden auch keine so große Formveränderung wie die Zwischengewebezellen. Das Zwischengewebe, in dem ja die Lostrennung des toten Gewebes sich vollzieht, zeigt vielfach zwischen den einzelnen Zellen linsenförmige Spalten in tangentialer Richtung, die durch Zerreißen in der Mittellamelle entstehen und die sich mehr oder minder weit an die Interzellularen heranziehen. Oder die Zellen runden sich gänzlich ab, wie ich dies bei Lythrum salicaria beobachtete, so daß sie nur noch ganz geringe Berührungspunkte haben. Der Zellinhalt aller Zellen besteht meist aus vertrockneten braunen Zytoplasmaklumpen, die der Wand anliegen, so daß noch ein großer Luftraum bleibt. Auch hierin unterscheiden sich mitunter Zwischengewebe und Endodermis. So birgt das Zwischengewebe von Lythrum salicaria dunkelgelbe Inhaltsmassen, während die Endodermen frei davon sind. Doch kommen auch tote Polyderme vor, die in ihren Zellen fast keine Inhaltsmassen führen (Potentilla fruticosa). Stärkekörner habe ich in den Zellen niemals gefunden.

Die toten Endodermen an Wurzel und unterirdischer Achse weisen vielfach die bereits eingehend besprochene Suberinverminderung auf (Taf. II; Fig. 14). Die Reaktionen der verschiedenen Gewebeelemente sind dieselben wie am lebenden Polyderm, jedoch gibt das tote Zwischengewebe mit Chlorzinkjod eine unreine Blaufärbung, und die Färbung des Suberins mit diesem Reagens oder mit Sudanglyzerin ist etwas weniger intensiv. Die Lösung der Zellulose mittels konzentrierter Chromsäurelösung oder konzentrierter Schwefelsäure geht schneller von statten, als im lebenden Polyderm. Mit Eau de Javelle verschwinden alle färbenden Bestandteile. Jedoch kann dieses Reagens nur mit großer Vorsicht, am besten unter dem Deckglas, angewendet werden, da die Gewebemassen durch die Einwirkung der Lauge leicht zerfallen.

Topographie.

Pflanzen, die irgendwo Polyderm führen, besitzen dieses Gewebe ausnahmslos auch im eventuellen Rhizom oder unterirdischen Ausläufer. In allen Rhizomen entwickelt sich das Polyderm unter einer Zylinderendodermis (Fragaria vesca, Comarum palustre, Hypericum quadrangulum, Potentilla alba, Alchemilla vulgaris, Sanguisorba officinalis). In unterirdischen Ausläufern ist jedoch eine solche nicht immer vorhanden, so z. B. bei Rosa microphylla. Doch bildet offenbar auch dann das Polyderm die Außengrenze des Zylinders, da es dieselbe Lage einnimmt, wie bei Rosa spinosissima und Rubus Idaeus, die beide in ihren unterirdischen Ausläufern das Polyderm unter einer Zylinderendodermis entwickeln. Bei Rosa spinosissima liegt die Initialschicht zwischen der Zylinderendodermis und einem Sklerenchymring. Die unterirdisch liegenden, untersten Achsenteile, sonst oberirdischer Achsen ohne Zylinderendodermis besitzen letztere ebenfalls nicht, daher das Polyderm sich wie in der oberirdischen Achse, also dem Augenschein nach an die Außenrinde anschließend, entwickelt (Cuphea lanceolata, Fuchsia coccinea).

Bei Sanguisorba officinalis kommt ein Abweichen der Initialschicht in tiefere Gewebeschichten des Zentralzylinders im Rhizom vor. Dies geschieht hinter den aus dem Zylinder austretenden Leitbündeln. Um diese zieht sich das Polyderm in einem Bogen innen herum und zwar so, daß ein Abstand von einigen Zellen zwischen Polyderm und Blattleitbündeln bleibt. Diese liegen also in einem Gewebekomplex zwischen Zylinderendodermis und Polyderm, eine Erscheinung, die ich sonst nicht beobachtet habe, da das Polyderm die Blattleitbündel stets eng umschließt. Gänzlich abweichend stellt sich der Ort der Polydermbildung im Rhizom von Spiraea Ulmaria dar, wie diese ja auch in bezug auf ihre Zylinderendodermis bereits als abnorm beschrieben wurde (pag. 47). Während sich alle Polyderme ausschließlich im Zentralzylinder bilden, kommt es bei dieser Pflanze außerhalb der Zylinderendodermis, also in der Außenrinde, zur Polydermbildung, und zwar entsteht hier nur eine Polydermlamelle. Als Initialschicht kommt einerseits die Rindenzellschicht in Betracht, die direkt außerhalb des Bildungsgewebes der Zylinderendodermis liegt, andererseits die äußerste Zellschicht dieses Bildungsgewebes selbst.

Die oberirdische Achse Polyderm führender Pflanzen bleibt vielfach frei von diesem Gewebe (so bei Alchemilla vulgaris, Spiraea Ulmaria, Sanguisorba officinalis, Hypericum quadrangulum, Rosa microphylla, R. spinosissima, Fragaria vesca; letztere Pflanze besitzt auch in den Ausläufern kein Polyderm). In anderen Fällen bildet sich das Polyderm nur im untersten Teile der oberirdischen Achse oder erstreckt sich mehr oder minder weit zur Spitze hin (siehe pag. 61). Wie in der unterirdischen Achse ist fast ausnahmslos die äußerste Zellenlage des Zylinders Initialschicht. Für Comarum palustre war dies bereits dadurch ausgedrückt, daß sich die Initialschicht unter der Zylinderendodermis befand. Ebenso liegen die Verhältnisse bei Agrimonia eupatoria, Monochaetum hirtum, Potentilla fruticosa, P. alba. Letztere verhält sich, wie schon bemerkt, auch bezüglich des Sklerenchyms genau wie Comarum palustre, d. h.: Wo die äußersten Schichten des Zentralzylinders sklerenchymatisch geworden sind, wird kein Polyderm angelegt. Bei Cuphea lanceolata und Myrtus Communis ist zwar keine Zylinderendodermis vorhanden, doch kann man aus der ganz analogen Lage dieser Polyderme, und der oben genannten auf die topographische Gleichwertigkeit der Initialzellen mit Sicherheit schließen. Außerdem ist bei Cuphea lanceolata eine einschichtige, sogenannte Stärkescheide zu beobachten und das Polyderm entwickelt sich aus der von ihr nächstinneren Zellreihe. Da nun solche Stärkeansammlungen an der Innengrenze der Außenrinde stattfinden, so darf die Polyderminitiale als die äußerste Schicht des Zentralzylinders betrachtet werden. In der einjährigen Pflanze von Oenothera biennis, die in der Achse ebenfalls keine Zylinderendodermis führt, kann man die Lage der Polyderminitialen als äußerste Schicht des Zentralzylinders mit Sicherheit feststellen (Taf. I; Fig. 11): Aus der Wurzel herauf zieht sich die Wurzel-Endodermis (W) noch ein Stück in das hypokotyle Glied hinein und verläuft nun nach oben allmählich, indem sie durch Parenchym ersetzt wird. Unter ihr liegt das Wurzelpolyderm (P). Dies läuft jedoch ununterbrochen in die kurze, gedrungene oberirdische Achse hinein an der Stelle vorüber, wo die Wurzelendodermis aufhört. Dabei bleibt die Initialzellschicht des Polyderms immer dieselbe, d. h. sie liegt unmittelbar unter der Zellschicht, die der Wurzelendodermis entspricht, also der innersten Schicht der Außenrinde. Bei Fuchsia coccinea bildet sich das Polyderm unter einem Sklerenchymring, der in einiger Entfernung außerhalb der Siebteile liegt. Die Verhältnisse liegen hier ähnlich wie bei Potentilla fruticosa. Bei dieser Pflanze liegt außerhalb der Zylinderendodermis ein Sklerenchymring; bei Fuchsia coccinea fehlt nun die Zylinderendodermis, und das Polyderm liegt hier direkt unter dem Sklerenchymring, ohne durch die Zylinderendodermis von ihm getrennt zu sein. Also auch hier ist die Initialschicht des Polyderms offenbar die äußerste Schicht des Zentralzylinders. Bei Leptospermum laevigatum liegt die Initialschicht ebenfalls unter einem vielfach unterbrochenen Sklerenchymring zwischen diesem und dem Siebteil an der normalen Stelle. Denn der Sklerenchymring gehört offenbar auch hier der Außenrinde an, wie man dicht hinter dem Vegetationspunkt in der Zone seiner Bildung beobachten kann. Hier läßt sich bereits eine Grenze zwischen Außenrinde und dem Zentralzylinder vermuten, infolge der etwas voneinander abweichenden Zellenformen dieser Gewebe. Ganz analog liegen die Verhältnisse bei Oenothera purpurea, Epilobium hirsutum und in der Achse des zweiten Jahrganges von Oenothera biennis. Die Behauptung

von Weiß (1890, pag. 14), daß außerhalb des Sklerenchymringes eine Zylinderendodermis liege, trifft also nicht zu, denn sonst würde ersterer zum Zentralzylinder zu rechnen sein; eine Zylinderendodermis ist weder in der einjährigen noch zweijährigen Pflanze nachzuweisen. Bei Rubus Idaeus liegen die Verhältnisse wie folgt. Im oberen Teil der Achse befindet sich eine sogenannte Stärkescheide, die wie analoge Stärkeablagerungen, den Innenrand der Außenrinde markieren. Innerhalb dieser nach innen scharf begrenzten Stärkeablagerung liegt in mindestens ein, manchmal auch zwei Zellenbreiten Entfernung ein Sklerenchymring. Als Polyderminitialschicht dient nun die Zellschicht zwischen Sklerenchymring und Stärkeablagerung resp., sofern zwei Zellschichten da sind, die äußere derselben. Da hier also die äußerste Zellschicht des Zentralzylinders nicht vom Sklerenchymring eingenommen ist, sondern parenchymatisch bleibt, so bildet sich das Polyderm hier wiederum an der Außengrenze des Zylinders.

Der einzige Fall, bei dem ich ein regelmäßiges Auftreten des Polyderms in tieferen Schichten des Zylinders nachweisen konnte, liegt bei Lythrum salicaria vor. Auch diese Pflanze entwickelt das Polyderm unter einem Sklerenchymring, doch gehört dieser, wie weiter gezeigt werden wird, n i c h t der Außenrinde an, sondern dem Zylinder. Man kann dies in einem älteren Exemplar, das bereits ein Rhizom besitzt, nicht mit voller Sicherheit feststellen, da in der oberirdischen Achse keine Zylinderendodermis ausgebildet wird, während der Sklerenchymring doch nur in dieser und auch nicht einmal bis zur Basis derselben verläuft. Wohl aber zieht sich in Keimpflanzen eine Zylinderendodermis ein beträchtliches Stück (6—7 cm) in die oberirdische Achse hinein bis in die Region des Sklerenchymringes, und zwar liegt dieser hier der Endodermis unmittelbar innen an, so daß er also die äußersten Schichten des Zentralzylinders ausmacht. Dieser Sklerenchymring ist vielfach durch schmale Markstrahlen unterbrochen, doch kommen nach der Basis der oberirdischen Achse zu im Sklerenchymmantel auch älterer Pflanzen öfters größere sklerenchymfreie Stellen vor. An diesen bildet sich das Polyderm aus derjenigen Zellschicht, die der äußeren Zellschicht des Sklerenchymmantels entspricht, also wieder aus der Außengrenze des Zentralzylinders. Ebenso ist dies offenbar im untersten Teil der oberirdischen Achse der Fall, in dem, wie gesagt, kein Sklerenchymring vorhanden ist.

Auch für das Wurzelpolyderm gilt der Satz: P o l y d e r m b i l d e t s i c h s t e t s a u s d e r ä u ß e r s t e n Z e l l s c h i c h t d e s L e i t b ü n d e l z y l i n d e r s, f a l l s d i e s e n i c h t s k l e r o t i s c h i s t. So fand ich bei Leptospermum, und auch nur hier, hin und wieder vor der Polydermbildung, der Wurzelendodermis anliegend einige Sklerenchymzellen, um die sich dann das Polyderm herumdifferenzierte. K o m m t i n e i n e r P f l a n z e i r g e n d w o P o l y d e r m v o r, s o t r i t t e s u n t e r a l l e n U m s t ä n d e n a u c h i n d e r W u r z e l a u f. Die einzige Ausnahme bildet wieder die in jeder Hinsicht anormale Spiraea Ulmaria. Sie führt ihr eigenartiges Polyderm ausschließlich im Rhizom. Die Wurzel ist frei davon und bildet auch kein Periderm. Die einzige Pflanze, die n u r in der Wurzel Polyderm führt, ist Neillia amurensis. Diese Pflanze zeigt in der Achse ein ganz abweichendes, wohl aber dem Polyderm verwandtes Gewebe, das gesondert zur Besprechung kommen wird. In der Wurzel fand ich Polydermbildung bei folgenden Pflanzen: Agrimonia eupatoria, Alchemilla vulgaris, Callistemon semperflorens, Comarum palustre, Cuphea lanceolata, Epilobium hirsutum, Eugenia Ugni, Fragaria vesca, Fuchsia coccinea, Hypericum quadrangulum, Leptospermum laevigatum, Lythrum salicaria, Myrtus communis, Melaleuca ericifolia, Monochaetum hirtum, Oenothera purpurea, O. biennis, Neillia amurensis, Potentilla fruticosa, P. alba, P. rotundifolia, P. argyrophylla, Rosa microphylla, R. spinosissima, Rubus phoenicolasius, R. reflexus, R. Idaeus, Stephanandra Tanakae, Sanguisorba officinalis.

Rein zahlenmäßig findet sich das Polyderm in der Wurzel am häufigsten, da es in der oberirdischen Achse ja durchaus nicht immer vorkommt und Rhizome und unterirdische Ausläufer relativ selten sind. I n B l a t t - u n d B l ü t e n s t i e l e n i s t P o l y d e r m n i e a n z u t r e f f e n.

Beziehungen und Übergänge der Polydermendodermen zu Wurzel- und Zylinderendodermis.

In allen Achsen, ob unterirdischen oder oberirdischen, die eine dem Spitzenwachstum folgende Zylinderendodermis haben, erfolgt die Bildung des Polyderms n a c h derjenigen der Zylinderendodermis. Dasselbe gilt von allen Wurzeln bezüglich der Wurzelendodermis.

Ogleich die Wurzel- und Zylinderendodermis und die Polydermendodermen genetisch ganz differente Gewebe sind, lassen sich doch aus den Beziehungen, welche zwischen ihnen bestehen, Zeichen der engsten Verwandtschaft untereinander erkennen. Die folgenden Beispiele sollen einige typischen Fälle zeigen: Im jüngsten Teil des Rhizoms von Potentilla alba entstehen vielfach nachträglich in der Wurzelendodermis wieder Öffnungen, und zwar überall da, wo ein Blattleitbündel aus dem Zylinder in die Außenrinde übertritt, also an jeder Blattbasis. Die Leitbündel treten in sehr geringer Neigung zur Längsachse des Sprosses allmählich aus. Der Teil der Zylinderendodermis, der über das ausgetretene Leitbündel hinwegläuft, wird mit steigendem Dickenwachstum des Bündels nach außen gepreßt. Da die Scheide nicht dehnungsfähig genug ist, entstehen allmählich in ihr zwei Spalten rechts und links vom Bündel, die sich nach oben keilförmig erweitern und über der Austrittstelle zusammenlaufen. Hier ist also ein zungenförmiges Stück der Zylinderendodermis nach außen gedrückt, das in dieser ein Loch hinterläßt. Dieser Teil der Zylinderendodermis sitzt außen dem Leitbündel an, während dieses an der Innenseite einer Scheide entbehrt. Um diese offenen Stellen zu schließen, wird hier, noch bevor irgendwo anders in dieser Region Polyderm gebildet ist, ein Polydermmeristem im Rosoideentyp angelegt (Taf. II; Fig. 15, P), das sich noch ein kurzes Stück (b), ein oder zwei Zellen weit, unter die Ränder der Zylinderendodermis (Ze) schiebt, und hier in üblicher Weise aus der der Scheide innen anliegenden Zellreihe gebildet wird. Nach Ausbildung der Polydermendodermis (Pe) gestaltet sich eine Reihe längs übereinander liegender Zwischengewebezellen (a) zum Verbindungsglied zwischen den beiden Scheiden um. Die einzelne Zelle stellt sich mit ihrer größten Ausdehnung in noch meristematischem Zustand so, daß sie mit der Zylinderendodermis und Polydermendodermis in Berührung kommt. Darauf wird sie selbst zur Endodermzelle. Die Verwachsungsstelle streckt sich, und die beiden Scheidenteile gehen völlig ineinander über.

Im allgemeinen ist die Zylinderendodermis von Potentilla alba vielfach nur unvollkommen ausgebildet. Viele Zellen haben überhaupt nicht Endodermcharakter, so daß ganze Komplexe von Parenchymzellen zwischen den Endodermzellen liegen. An diesen Stellen bildet sich das Polydermmeristem und somit auch die erste Polydermendodermis zuerst aus. Die Ränder der Polydermendodermis haben auch hier die Neigung, sich denen der Zylinderendodermis durch Umwandlung von Zwischengewebezellen zu Endodermzellen anzulegen. Vorher schon hat die Pflanze die Zylinderendodermis in einem Folgemeristem zu ergänzen gesucht, das aus topographisch ihr gleichwertigen Zellen hervorging. Doch bleiben noch immer die oben erwähnten Öffnungen bestehen, deren Schließen dann, wie gesagt, die erste Polydermendodermis übernimmt. Mitunter nun tritt das Zylinderendodermmeristem gleichzeitig mit dem Polydermmeristem auf, so daß nun zwei genetisch nicht zueinander gehörige Meristeme hintereinander liegen. Das äußere derselben bildet jedoch keine Endodermzellen aus, so daß nur die Polydermendodermis das Schließen der Öffnungen übernimmt. An solchen Stellen kann man am einwandfreiesten erkennen, daß es sich tatsächlich um eine Polydermendodermis handelt und nicht etwa um eine, als Folgeendodermis angelegte Zylinderendodermis. Damit steht auch in Übereinstimmung, daß hier wie im erstgenannten Falle die betreffende Gewebelamelle den Rosoideentyp repräsentiert, der nur in Polydermen gefunden wurde. Auch hier setzt sich die Polydermendodermis nie direkt an die Zylinderendodermis an, sondern differenziert sich noch ein oder zwei Zellen weit, seltener ein größeres Stück unter die Ränder der Zylinderendodermis. Der Zusammenschluß in der beschriebenen Weise findet nicht immer statt, sondern die Polydermendodermis differenziert sich mitunter auch von diesen Stellen aus einfach seitlich weiter, bis sie ringsherum geschlossen ist.

In Potentilla fruticosa liegen die Dinge ähnlich. Auch hier werden die Lücken, die in der Zylinderendodermis der oberirdischen Achse geblieben sind, bald durch eine Polydermendodermis geschlossen Diese bleibt jedoch auf die zu deckende Lücke beschränkt und erst die zweite Polydermendodermis leitet die ringsherum laufende Polydermentwickelung ein. Auf diese Weise sind ringsum gleichviel Endodermen vorhanden. Man kann im allgemeinen sagen, daß Lücken in der Zylinderendodermis durch die erste Polydermendodermis geschlossen werden, wenn die Zylinderendodermis nicht vorher imstande war, sich mittelst Folgemeristems selbst zu ergänzen.

Bei Potentilla fruticosa zeigt sich noch in anderer Hinsicht eine enge Beziehung zwischen Zylinderendodermis und Polyderm, und zwar in der Genese selbst. Die Zylinderendodermis ist hier, wenigstens im Anfang der Jahresproduktion in einem Folgemeristem gebildet worden (vergl. pag. 46). Dieses besteht nur aus zwei Zellreihen, von denen die äußere zur Endodermis wird, während die innere unverändert in parenchymatischem Zustand verharrt. Diese letztere Schicht nun wird die Initialschicht der ersten Polydermlamelle. Infolgedessen stehen die Radialwände der Zylinderendodermzellen auf denen des Polyderms, und die Polydermendodermen stehen zu der Zylinderendodermis in genau derselben Beziehung, wie die Polydermendodermen untereinander. Das ganze Gewebe erscheint gänzlich einheitlich an dieser Stelle. Ob eine Verwandtschaft der beiden Gewebe auch in ihrer Teilungsfolge besteht, kann man nicht ersehen, da ja in der Initialzelle nach meinen Beobachtungen überhaupt nur e i n e Teilung stattfindet, ein Fall, der freilich auch als Variation des Rosoideentyps festgestellt wurde (pag. 63. Taf. IV; Fig. 31 a.)

In etwas anderer Weise zeigen sich diese Erscheinungen gelegentlich bei Alchemilla vulgaris. Hier wird die Zylinderendodermis überhaupt in einem Folgemeristem angelegt, aber im Gegensatz zu Potentilla fruticosa in der innersten Zellschicht des Meristems (vergl. pag. 45). Mitunter nun kommt es vor, daß die Zylinderendodermis streckenweise genau wie in einem Polydermmeristem in der zweitinnersten Zellschicht entwickelt wird. An solchen Stellen gibt die innerste Zellschicht analog den Polydermlamellen die Initialschicht für das Polyderm ab, so daß auch hier alle Endodermen genetisch in Verwandtschaft zueinander stehen. — Während jedoch bei Alchemilla vulgaris die Teilungsfolge des Zylinderendodermmeristems dem zentripetalen Typ angehört (Taf. IV, Fig. 32), die der Polydermmeristeme hingegen dem Rosoideentyp (Taf. IV; Fig. 31 b), so ist bei Callistemon semperflorens auch in d i e s e r Beziehung eine Analogie der beiden Gewebearten zu verzeichnen. Die Zylinderendodermis entwickelt sich hier genau so, wie die Polydermendodermen dieser Pflanze nach dem zentripetalen Polydermtypus. Letzteres entwickelt sich nun aber nicht, wie zu erwarten wäre, immer aus der innersten Zellschicht des Bildungsgewebes der Zylinderendodermis, sondern wählt ebenso häufig die nächstinnere Parenchymzellreihe zur Initialschicht, so daß an solchen Punkten überhaupt kein genetischer Zusammenhang zwischen den beiden Gewebearten besteht. Ich gebe zu, daß es gewagt erscheint, bei dieser absoluten Analogie in der Entstehungsweise und der Anatomie der beiden Gewebearten überhaupt einen Unterschied zwischen ihnen zu machen. Man könnte ja vielleicht auch annehmen, daß es sich hier überhaupt nur um Polyderm handelt und eine Zylinderendodermis hingegen nicht existiert, wie solche Fälle ja genug besprochen sind. Doch bin ich zur gegenteiligen Überzeugung gekommen, einerseits dadurch, daß ich eine derartige getrennte Genese von Polydermlamellen niemals wahrgenommen habe, sondern unweigerlich die eine Gewebelamelle aus der innersten Zellage der vorigen hervorging. Andererseits ist folgendes zu beachten: Die Pflanze gehört, wie ich auf pag. 90 ausführen werde, zu denjenigen, die wiederholte Polydermbildung besitzen, also in einiger Entfernung vom ersten Polyderm nach innen wiederum ein Polyderm bilden, und so fort. Diese Polyderme bestehen alle stets nur aus einer einzigen Polydermlamelle, nur das erste, äußerste würde, wenn man eine Zylinderendodermis negiert, aus zwei Polydermlamellen bestehen. Ich habe vielmehr den Eindruck gewonnen, daß diese äußerste Endodermis phylogenetisch auf dem Wege ist, ihren Charakter als Zylinderendodermis zugunsten des Polyderms aufzugeben, indem sie allmählich mit in letzteres einbegriffen wird.

Hierfür habe ich noch andere Anhaltspunkte darin gefunden, daß bei fast allen Pflanzen, die dort Polyderm entwickeln, wo keine Zylinderendodermis vorhanden ist, die äußerste Polydermlamelle etwas abweicht, indem sie eine geringere Zahl von Zellenreihen aufweist, als die übrigen Polydermlamellen (Melaleuca ericifolia, Oenothera purpurea, Lythrum salicaria usw.). Vielfach wird überhaupt nur e i n e Tangentialwand gebildet, und die äußerste Zelle wird zur Endodermzelle, oder man kann, wenn auch selten und nur an einzelnen Zellen, beobachten, daß eine Zelle unmittelbar ohne vorangegangene Teilung sich zur Endodermzelle entwickelt hat, also ganz analog wie eine Zylinderendodermzelle. Für diesen letzteren Fall hat man auch bei einer anderen, sich noch zweifellos als Zylinderendodermis dokumentierenden Endodermis eine Parallele, und zwar in dem unterirdischen Ausläufer von Rubus Idaeus. Diese Endodermis

entwickelt sich im allgemeinen in der innersten Schicht eines zentripetalen Meristems, ganze Strecken weit jedoch aus Urmeristem.

Von demselben Standpunkt aus kann man auch die beiden anderen angeführten Beispiele betrachten. So kann man annehmen, daß die Zylinderendodermis bei Potentilla fruticosa ebenfalls die Tendenz hat, sich dem Polyderm einzugliedern und diese Tendenz im Anfang der Vegetationsperiode stärker zur Geltung kommt wie später. Ebenso kann man der Ansicht sein, daß die Zylinderendodermis bei Alchemilla vulgaris sich in einem Stadium befindet, in dem sie bestrebt ist, sich von der innersten Schicht des Entwicklungsgewebes in die zweitinnerste zu verlegen, um sich der Entwickelungsweise der Polydermendodermen anzupassen.

So drängt sich schließlich die Frage auf, ob nicht die ganze Erscheinung der Folgeendodermen bei den Zylinderendodermen, die ja nur bei polydermführenden Pflanzen anzutreffen ist, als ein Zeichen beginnender phylogenetischer Umgestaltung der Zylinderendodermis zur äußersten Polydermendodermis aufgefaßt werden kann.

Beziehungen von Polydermendodermen zur Wurzelendodermis ganz anderer Art kann man an der Basis einer Nebenwurzel beobachten, wie ich an der Hand des Schemas (Taf. IV; Fig. 27) erläutern will. Dieses stellt den Verlauf der Endodermen in einem Querschnitt des Comarum-Rhizoms (A) dar, an einer Stelle, an der sich zwei Nebenwurzeln (B I und B II) gebildet haben. B II ist die jüngere von beiden. Sie durchbrach die Zylinderendodermis (d) und die erste Polydermendodermis (e^1) des Rhizoms, deren Ränder nach außen gedrückt sind (f). Die Wurzelendodermis (b) der Nebenwurzel setzt sich nun im Rhizom unmittelbar ohne Unterbrechung oder Grenze als zweite Polydermendodermis (e^2) des Rhizoms fort. Die Wurzel B I ist die ältere, sie durchbrach die Zylinderendodermis (d) bereits vor der Polydermbildung. Die erste Polydermlamelle differenzierte sich nun bei der Entwickelung der Wurzel als Wurzelendodermis (b) in sie hinein. Die erste Polydermendodermis (c^1) dieser Wurzel (B I), die zweite in der Achse und die Wurzelendodermis (b) der Wurzel B II werden also aus ein und derselben Endodermis gebildet. Aus den angegebenen Verhältnissen geht klar hervor, daß bei Gelegenheit der Wurzelbildung überhaupt kein Unterschied zwischen Wurzelendodermis und Polydermendodermis gemacht wird, sondern beide völlig gleichwertig erscheinen. Ganz analog liegen die Verhältnisse bei Verzweigungen von Wurzeln und Achsen.

Über die Frage des Vorkommens eines dem Phelloderm analogen Gewebes im Polyderm.

Nach Prodinger (1910, pag. 52) tritt bei Rubus reflexus, der nach Anschauung dieses Autors Phelloidkork besitzt, regelmäßig Phellodermbildung auf. Da genannte Pflanze jedoch in Wurzel nnd Achse normales Polyderm besitzt, untersuchte ich dies daraufhin genauer und konnte feststellen, daß die Behauptung auf einer irrigen Anschauung der Genese basiert. In der Tat treten des öfteren innerhalb der jüngsten Polydermlamelle an diese anschließend Parenchymzellen auf, die offenbar in genetischem Zusammenhang mit dem Polyderm stehen. Damit verhält es sich so, wie es in der Zeichnung 17 (Taf. II) zum Ausdruck kommt: Das Zwischengewebe der Polydermlamelle B ist normal dreischichtig, auf der Strecke e—e wird es plötzlich zweischichtig durch Emporsteigen der Endodermis in die dritte Schicht. Die Zellschicht, die normal zur Endodermis hätte werden müssen, nämlich d—d liegt nun innerhalb derselben und wird zur Initialschicht der nächsten Polydermlamelle, nach deren Ausbildung das Stück c—c von seiner Polydermlamelle (B) getrennt und aus dem Polyderm eliminiert wird. Dieser Zustand ist bei den Zellen a zu beobachten. Sie gehören ihrer Genese nach zur Polydermlamelle A. Deren dreischichtiges Zwischengewebe wird bei b zweischichtig, dadurch, daß die Endodermis die dritte Schicht eingenommen hat. Die im Normalfalle zur Endodermis entwickelte Schicht bildete die Polydermlamelle B, wodurch die Zellen a eliminiert wurden, die im normalen Verlauf die Initialzellen hätten abgeben müssen. Dadurch, daß die Initialzellen an dieser Stelle sich erst einmal radial teilten, wurden die Zellen der Polydermlamelle B halb so groß wie die Zellen a, wodurch die Zugehörigkeit der letzteren zu A noch deutlicher wird. Diese Erscheinung erstreckt sich immer nur wenige Zellen weit, so daß die Endodermis sehr bald in ihre normale Lage innerhalb der Polydermlamelle gerät. Während diese Verhältnisse bei anderen Polydermen nur selten, bei den

meisten niemals vorkommen, sind sie bei Rubus reflexus ziemlich häufig zu beobachten, können jedoch durchaus nicht als Regelmäßigkeit angesehen werden, wie dies Prodinger (l. c.) tut. In der Wurzel konnte ich derartiges nicht beobachten.

Weiß (1890, pag. 21) spricht für Hypericum quadrangulum die Behauptung aus, daß normalerweise Phelloderm gebildet werde und zwar durch zentrifugale Teilung. Doch liegen die Verhältnisse auch hier, wie oben beschrieben. Nur tritt die Erscheinung, die Weiß mit Phellodermbildung verwechselt hat, hier seltener auf und begreift ebenfalls nur wenige Zellen, bis etwa vier an der Zahl; auch habe ich hier wie oben niemals wahrnehmen können, daß diese Unregelmäßigkeit sich öfter in kräftigen, älteren Trieben als in schmächtigeren zeigt, was ja nach Weiß (pag. 41) charakteristisch für Phellodermbildung ist.

Dasselbe gilt für die Beobachtung Prodingers (1910, pag. 8; Fig. 3 und 2) über das vermeintliche Phelloderm von Stephanandra Tanakae. Ich konnte ebenfalls öfters innerhalb der Initialzellschicht eine genetisch mit dieser zusammenhängende Zelle finden. Niemals beobachtete ich deren mehrere radial hintereinander. Die Unregelmäßigkeit scheint nämlich nur bei der Bildung der ersten Polydermlamelle vorzukommen. Prodinger (l. c.) macht allerdings die Angabe, daß selten auch zwei oder drei radial hintereinander anzutreffen seien. Doch kann hier auch eine Verwechselung mit zufällig in der Radialrichtung liegenden Parenchymzellen des Zylinders vorliegen, da die eliminierten Zellen diesen sehr bald ähnlich werden, indem sie ihre rechteckige Gestalt verlieren und sich mehr abrunden.

Weiß (1890, pag. 18) macht eine Angabe über Phelloderm bei Callistemon semperflorens. Diese Pflanze gehört zu denjenigen mit begrenzter Polydermbildung. Das Polyderm wird in der Wurzel zweilamellig. Doch bildet sich mitunter noch teilweise das Meristem zu einer dritten Lamelle, bevor das Wachstum eingestellt wird, und es mag sein, daß die Angabe von Weiß sich auf das daraus resultierende parenchymatische Gewebe bezieht, da ich sonst nichts dem Ähnliches gefunden habe.

In der Tat existiert also im Polyderm kein Analogon zum Phelloderm des Periderms, vielmehr verdanken die den Phellodermzellen topographisch ähnlichen Parenchymzellen einer Anomalie und einer ganz anderen Bildungsweise als jene unter zentripetaler Teilung ihre Existenz. Sie sind aus dem Polyderm ausgeschieden und nicht mehr zu diesem zu rechnen. Diese Anomalie tritt nur sehr selten auf und gewinnt, nach Prodinger (1910, pag. 52) zu schließen, z. B. bei den gesamten Rosoideen Bedeutung nur bei Neillia und Rubus reflexus, die in der Beziehung als Ausnahmen angegeben werden, so daß diese Erscheinung auch hierdurch noch besonders als Anomalie gekennzeichnet wird. Dies ist auch bei allen anderen Autoren zu erkennen, da sie, von einigen wenigen und hier besprochenen Fällen abgesehen, Phellodermbildung für die in Betracht kommenden Pflanzen negieren.

Wiederholte Bildung von Polydermen mit begrenztem Wachstum.

Wie oben angedeutet, hat man zu unterscheiden zwischen Polydermen, deren Wachstum Lamelle für Lamelle unbegrenzt fortschreitet, und solchen, die ein begrenztes Wachstum zeigen, d. h. ihre Entwickelung nach Ausbildung einer meist bestimmten Zahl von Polydermlamellen einstellen. Wo dies stattfindet, tritt in einiger Entfernung von diesem Erstlingspolyderm innerhalb desselben ein neues Polyderm derselben Art auf, diesem folgt ein weiteres und so fort. Diese Wiederholung der Polydermbildung soll hier erörtert werden, während alle bisherigen Ausführungen sich direkt nur auf das Erstlingspolyderm oder auf Polyderme mit unbegrenztem Wachstum bezogen, jedoch auch für die hier zu besprechenden Polyderme volle Gültigkeit haben, da die nachfolgenden Polyderme in ihren Eigenschaften stets dem Erstlingspolyderm gleichen.

Die Verhältnisse seien zunächst an der oberirdischen Achse von Potentilla fruticosa erläutert: Nachdem das Erstlingspolyderm eine Mächtigkeit von meist drei Polydermlamellen erreicht hat, also im ganzen mit der Zylinderendodermis vier Endodermen bestehen, geht die Initialschicht keine Teilung mehr ein. Allmählich hat sich in der Zwischenzeit innerhalb des Polyderms ein Sklerenchymring ausgebildet, der von vielen Markstrahlen durchbrochen ist. Er ist aus den, dem Erstlingspolyderm nach innen

folgenden sechs Zellreihen gebildet. Unmittelbar innerhalb dieses Sklerenchymringes entwickelt sich nun ein neues Polyderm, in dem das Wachstum des Erstlingspolyderms eingestellt wird. Hat dieses allmählich eine Mächtigkeit von meist vier (seltener drei) Polydermlamellen erreicht, währenddessen sich wie vorher wieder ein Sklerenchymring entwickelt, so stellt es ebenfalls das Wachstum ein, und ein neues Polyderm tritt innerhalb des Sklerenchymringes auf. Diese Polyderme stehen also in keinerlei genetischem Zusammenhang untereinander und wechseln regelmäßig mit Sklerenchym ab. Bezüglich des Absterbens verhalten sich die Polydermlamellen als ob sie ein einheitliches Polyderm bildeten, d. h. wie in den einzelnen Polydermen das Gewebe außerhalb von drei Endodermen abstirbt, so auch in zwei aufeinanderfolgenden. Hat das innere Polyderm eine resp. zwei Endodermen ausgebildet, so leben im äußeren nur noch zwei resp. eine. Mit Ausbildung der dritten Polydermendodermis des inneren Polyderms stirbt das äußere mitsamt dem Sklerenchymring unter Vergilben ab. Daher können niemals mehr als zwei Polyderme auf einmal im lebenden Zustande verharren. Ein Zweig von 7 cm Länge hat bereits das vierte Polyderm entwickelt. Die einzelnen abgestorbenen Polyderme behalten hier in sich einen gewissen Halt, trennen sich hingegen vom Sklerenchymring los, jedenfalls durch die Struktur- und Festigkeitsverschiedenheit und der daraus erwachsenden Differenz beim Eintrocknen und der Hygroskopizität. Infolgedessen haben die abgestorbenen Gewebe untereinander keinerlei Halt und bestehen aus unter sich völlig getrennten Gewebeschichten, die der Länge nach aufplatzen und in lockeren Fasern der Achse anliegen, sofern sie nicht gleich abfallen. Mit der Achse in Verbindung steht höchstens das innere, eben abgestorbene Polyderm, und nur so lange, bis der Sklerenchymring, der wohl ein wenig später abstirbt, ebenfalls vertrocknet ist, worauf das Ablösen beginnt. In kräftig entwickelten Wurzeln liegen die Verhältnisse genau so. Schmächtige Wurzeln hingegen besitzen ein Polyderm mit unbegrenztem Wachstum. Hier wird aber eigenartigerweise der Wechsel zwischen Sklerenchym und Polyderm wenigstens nachgeahmt in der Weise, daß das Zwischengewebe jeder dritten Polydermlamelle vielfach sklerotisiert oder wenigstens verholzt, wodurch das Abplatzen der Polydermlamellen ebenfalls unterstützt wird.

Bei Callistemon semperflorens ist das Erstlingspolyderm sowie alle folgenden Polyderme nur aus einer einzigen Polydermlamelle gebildet, ein Fall, den ich nur bei dieser Pflanze antraf. Die einzelnen Polyderme sind wie bei Potentilla fruticosa getrennt durch einen Sklerenchymring, der sich vor der Bildung der Lamelle dicht innerhalb der älteren bildet. Hier erfolgt jedoch bereits durch das Auftreten dieser einen Polydermlamelle das Absterben des außerhalb liegenden Gewebes, so daß nur immer e i n Polyderm resp. e i n e Polydermlamelle am Leben ist. Bei dieser Pflanze ist also eine regelmäßige Wiederkehr einer einzelnen Folgeendodermis zu verzeichnen, und zwar wird jedes Jahr eine neue gebildet. Die erste Wiederholung findet im drittältesten Jahrgang statt, während bis dahin die Zylinderendodermis und eine daran anschließende Polydermlamelle gebildet ist. In der Wurzel liegt der Fall etwas anders, und zwar bildet sich das Erstlingspolyderm zweilamellig zwischen Wurzelendodermis und einem Sklerenchymring, und alle Wiederholungen treten als zweilamelliges Polyderm auf. Hierbei bleiben immer zwei Polydermendodermen am Leben.

In Melaleuca ericifolia liegen die Dinge in jungen Achsenteilen ähnlich. Wie die Zwischengewebezellen des meist zweilamelligen Erstlingspolyderms metakutisieren, so auch die der folgenden. Dabei metakutisieren, abgesehen von den Sklerenchymzellen, überhaupt alle Zellen außerhalb eines nachgefolgten Polyderms, also auch die Initialzellen des vorhergehenden und die Markstrahlen. Mitunter kommt es hier vor, daß sich eine Polydermlamelle von der Außenseite des vielfach unterbrochenen Sklerenchymringes quer durch denselben hindurch zu seiner Innenseite differenziert. Die Initialzellschicht einer solchen Polydermlamelle wird dann bei der Anlage des folgenden Polyderms in normaler Weise mit benutzt. Auch kann man Stellen finden, an denen der Sklerenchymring so große Lücken aufweist, daß die Polyderme in ihnen direkt aneinander liegen und dann auch meist in genetischem Zusammenhange stehen. Weiter kann der Sklerenchymring so weit reduziert sein, daß er nur durch einzelne Zellen angedeutet ist. An solchen Punkten stehen sämtliche Polydermlamellen in genetischem Zusammenhang und zeigen dann meist im Gegensatz zu den einzeln auftretenden Polydermen eine außerordentliche Regelmäßigkeit im Bau, indem die Zwischengewebe hier nicht metakutisieren. Überhaupt zeigt sich ein auf-

fallender Zusammenhang mit der Metakutisierung des Zwischengewebes und dem Auftreten des Sklerenchymringes. Wo dieser fehlt, zeigt sich kaum Metakutisierung, und der Bau des Polyderms hat seine bekannte Regelmäßigkeit. Bei Melaleuca ericifolia zeigt sich also ein Übergang von Polyderm mit begrenztem Wachstum und von wiederholter Polydermbildung zum Polyderm mit unbegrenztem Wachstum, und zwar macht sich ersteres geltend in jungen Teilen der Achse, während in älteren wohl ausschließlich letzteres zur Bildung kommt. Die Wurzeln dieser Pflanze zeigen überhaupt keine wiederholte Polydermbildung.

Etwas abweichend von den beschriebenen Fällen wiederholter Polydermbildung zeigt sich diese in der Hauptwurzel von Oenothera biennis. Im ersten Jahre des Bestehens der Pflanze bildet sich ein Polyderm von etwa vier Lamellen in der üblichen Weise aus. Es erstreckt sich nur ein kurzes Stück in die gestauchte Achse hinein. Im zweiten Jahre beginnt ein starkes Dickenwachstum der Wurzel, und zwar hauptsächlich in der Weise, daß die Parenchymzellen zwischen Polyderm und Siebteil sich stark vermehren, so daß ein etwa zehn bis zwölf Zellen dickes Parenchymgewebe daraus entsteht, das eine auffallend radiale Reihung der Zellen aufweist. Diese Radialreihen stoßen auf das Polyderm, setzen sich jedoch in diesem nicht fort, da sie in keinem genetischen Zusammenhang mit ihnen stehen. Ferner wird eine gestreckte Blütenachse ausgebildet. In diese zieht sich das Polyderm des Vorjahres, das durch eifrige Vermehrung der Lamellen dem Dickenwachstum zu folgen sucht, n i c h t hinein, sondern endet an derselben Stelle wie im Vorjahre. Es hat also das Wachstum der Achse nicht mitgemacht. Statt dessen entsteht in der Wurzel zwischen dem neugebildeten Parenchymmantel und dem Siebteil ein neues Polyderm, also zehn bis zwölf Zellschichten innerhalb des vorjährigen und dieses erstreckt sich ununterbrochen in die Achse, am Endpunkt des vorjährigen Polyderms vorbei. Dieses setzt seine Entwickelung, wie gesagt, auch in der zweiten Vegetationsperiode fort, so lange, als das Polyderm des zweiten Jahrganges nur zwei Endodermen aufweist. Ist dieses Stadium erreicht, so scheint die Entwickelung dieses letzteren Polyderms nur noch sehr langsam fortzuschreiten. Die außerhalb dieses Polyderms liegende sekundäre Rindenschicht mit dem Polyderm des Vorjahres kann dem starken Dickenwachstum nicht mehr folgen und reißt in Längsrissen auf, so daß das zweite Polyderm zutage kommt. Dieses tritt nun sogleich wieder in lebhaftere Entwickelung ein und bildet zuerst an den freigelegten Stellen eine dritte Polydermlamelle, die sich seitlich, in tangentialer Richtung auch unter die Stellen schiebt, an denen noch die sekundäre Rinde vorhanden ist. Damit wird diese mitsamt dem Polyderm des Vorjahres sukzessive zum Absterben gebracht, und das tote Gewebe löst sich in Schuppen los. Während das zweite Polyderm ruhig weiter wächst, hat sich unter demselben wieder ein Parenchymmantel gebildet, der jedoch nicht ganz so mächtig wie der erste ist. Er weist etwa acht bis zehn Zellenreihen auf. Innerhalb desselben entwickelt sich langsam abermals ein Polyderm, doch habe ich nicht beobachten können, daß sich dies in die Achse hinein erstreckt. In dieser Pflanze lösen also die Polyderme nicht in ihren Wachstumsperioden einander ab, sondern das vorhergehende entwickelt sich mit dem nächstfolgenden gleichzeitig weiter, so lange, bis letzteres drei Polydermlamellen besitzt, womit das äußere Polyderm zugrunde geht.

In den Nebenwurzeln zeigt sich keine Wiederholung der Polydermbildung, doch kommt, wie schon oben erwähnt, auch hier eine scharfe Sonderung der Polydermlamellen des Vorjahres und des zweiten Jahres zum Ausdruck, und zwar dadurch, daß die Initialzellen sich im zweiten Jahre mit Beginn der Vegetationsperiode zufolge des starken Dickenwachstums radial drei- bis fünfmal teilen, bevor sie ihre Tangentialteilung aufnehmen. In der Achse ist wiederholte Polydermbildung, wie angedeutet, ebenfalls nicht zu verzeichnen. Überhaupt ist hier die Polydermbildung so gering, daß erst zwei Lamellen angelegt sind, wenn die Wurzel bereits drei Polyderme zeigt.

Wie ersichtlich, gleichen sich Wurzel und Achse in bezug auf Wiederholung der Polydermbildung n i c h t. —

Reaktion polydermbildender Pflanzen auf Verletzungen.

D i e j e n i g e n P f l a n z e n, d i e P o l y d e r m b e s i t z e n, b i l d e n n i e m a l s W u n d p e r i d e r m. Vielmehr werden die Wundflächen durch Metakutisierung der äußersten lebenden Zellen und durch Polydermbildung geschlossen. Ich habe diese Tatsachen zumal bei Comarum palustre näher

studiert. Benutzt wurde zunächst ein Rhizom, das zwei Polydermendodermen besaß, dessen Außenrinde also noch lebte. Von diesem wurde ein Span losgetrennt, der bis auf den Holzteil reichte, worauf die Pflanze drei Wochen sich selbst überlassen blieb. Der Siebteil bildet einen nicht sehr dicken, unregelmäßigen, wulstigen Kallus. Solange dieser noch meristematisch ist, differenziert sich die Polydermendodermis seitlich in diesen hinein und schließt sich an den Holzteil an. Die Wundränder der Zylinderendodermis verändern sich nicht. Fast gleichzeitig metakutisieren die außerhalb des jungen Wundpolyderms liegenden Kalluszellen und ebenso die Zwischengewebezellen, während die Endodermzellen sogleich in den Sekundärzustand eintreten. So entsteht ein recht unregelmäßiges, Suberinlamellen führendes Gewebe, in dem die Endodermen nicht ohne weiteres zu erkennen sind. Dieses Gewebe schließt den Siebteil nach außen ab, dadurch, daß es sich von den Wundrändern des Polyderms zu dem Holzteil erstreckt. Letzterer bleibt an seinen verletzten Stellen frei liegen, und lagert in seine Zellen Wundgummi ein. Die Außenrinde verschließt die Wundfläche in der Weise, daß sie die äußersten lebenden Zellen metakutisieren läßt. Diese Zone metakutisierter Zellen erstreckt sich also vom Polyderm bis zur Epidermis und ist etwa zwei bis drei Zellen dick.

Weiter wurde ein Span abgetrennt, der nur bis auf den Siebteil reichte, und diesen freilegte. In diesem Falle tritt keine Kallus- oder Polydermbildung ein, vielmehr metakutisiert eine Zone von Siebröhrenparenchym, die zwischen Polydermwundrand und Holzteil liegt. Und zwar erstreckt sich diese Zone, mit breiter Basis am Polyderm ansitzend, noch etwa vier bis fünf Zellen unter diesem hin, während sie nach dem Holzteil zu spitz zuläuft, so, daß die Außenwand der Zone im Querschnitt annähernd radiale Richtung annimmt. Das so ausgeschaltete, freiliegende Stück des Siebteils legt nur hin und wider in einer Zelle eine Suberinlamelle an und stirbt bald ab. Die Siebröhren selbst metakutisieren nie, sondern obliterieren, indem die metakutisierenden Siebparenchymzellen sich etwas vergrößern und die Interzellularen schließen. Die neuen Polydermlamellen ziehen sich unter der metakutisierten Zone bis zum Holzteil hin. Die Außenrinde verhält sich natürlich ebenso wie oben gesagt.

Eine weitere Verwundung wurde vorgenommen, indem ein Span im Frühjahr, also bei sehr regem Wachstum, in der zuerst beschriebenen Weise, also bis auf den Holzteil abgetrennt, die Wunde aber sogleich mit Baumwachs fest verklebt wurde. Nach etwa drei Monaten wurde die Wunde untersucht. In diesem Falle (Taf. II; Fig. 18) findet, da das Baumwachs einen genügenden Schutz gewährt, keinerlei Metakutisierung statt, weder in der primären Rinde (R) noch im Kallus (C). Auch zeigt sich im Holz (T) kein Wundgummi. Der aus dem Siebteil (S) erzeugte Kallus (C) erhebt sich wulstig ein wenig über die Wundfläche. Er wird parenchymatisch, ohne daß sich das Polyderm von seinen Wundrändern aus seitlich in ihn hineindifferenziert. Vielmehr verharren die Ränder der Polydermlamelle, sowie auch der Zylinderendodermis unverändert an ihrem Platz (a). Kommt jetzt eine neue Polydermlamelle zur Ausbildung, so differenziert sie sich nicht nur unter dem alten Polyderm, sondern auch ganz regelmäßig im Kallus, in dem sie in einem Bogen vom Rande des Polyderms sich zum Holzteil wendet (P). Damit ist der Siebteil wieder nach außen hin geschlossen.

Ganz dasselbe Bild gewährt eine g e s c h l o s s e n e Wunde. Eine solche bewirkte ich in der Weise, daß ich einen Span in der beschriebenen Weise lostrennte, jedoch nur so weit, daß er mit einem Ende im Verband mit der Achse blieb. Darauf wurde er wieder auf die Wundfläche geklappt und festgewickelt, so daß auch hier eine Bedeckung der Wunde statthatte. Unter diesen Umständen ist die Kallusbildung des Siebteils allerdings sehr gering. Eine Verwachsung der Schnittflächen habe ich nicht konstatieren können.

Bei Verwundungen, die in der Nähe des Vegetationspunktes vorgenommen werden, also in einer Region, in der alle Gewebe noch in lebhaftem Wachstum begriffen sind, und in der noch kein Polyderm vorhanden ist, schließt sich die Wundfläche einzig und allein dadurch, daß die äußersten zwei oder drei intakten Zellenschichten metakutisieren (Taf. III; Fig. 20, b), gleichviel bis auf welche Gewebe die Wunde hinabreicht. Mitunter bilden auch die sekundäre Rinde und der Holzteil erst einen geringen Kallus. Die dadurch entstandene völlig geschlossene Platte metakutisierter, interzellularenfreier Zellen schließt sich mit ihren Rändern an die Wundränder der Epidermis an, und ebenso stehen die der Endodermis in Verbindung mit der Platte. Kommt das Polyderm, dem Spitzenwachstum folgend, in die Region dieses

Wundverschlusses, so differenziert es sich auch unter ihm ebenso wie unter der Endodermis in gewohnter Weise (Taf. III; Fig. 20, c), indem passend liegende Zellen, auch solche des Holzes, in Teilung eingehen. Bei Comarum palustre vermag also zwar das j u n g e Holz noch Wundpolyderm zu bilden, nicht aber das alte.

Doch daß auch letzteres möglich ist, zeigt ein eigentümlicher Fall, den ich bei Sanguisorba officinalis in einem älteren Rhizom antraf. Hier lief (im Querschnitt) eine Polydermlamelle an einer Stelle quer durch den Holzkörper hindurch und setzte sich an das reguläre Polyderm an. Ihre Initialzellen bildete offenbar ein geringer Kallus, der aus den Holzparenchymzellen hervorgegangen war. Der so begrenzte Teil des Rhizoms war braun und abgestorben und war bereits mit einer Anzahl Polydermlamellen bedeckt. Der Holzteil des toten Stückes war schon mehrjährig, wie an den schwach angedeuteten Jahresringen zu erkennen war. Das Wundpolyderm war im Wachstum begriffen und teilweise zeigte sich schon eine zweite, primäre Polydermendodermis. Dieses Polyderm war sehr unregelmäßig gebaut, zeigte aber keine Metakutisierung des Zwischengewebes. Es bildete die äußerste lebende Schicht des intakten Holzteiles und bewirkte offenbar den Abschluß gegen ehemals erkranktes Gewebe.

Im Rhizom von Comarum palustre kommen im Mark der Knoten mitunter Durchbohrungen in Form von Fraßgängen vor. Auch um diese wird kein Wundperiderm gebildet, wie Amberg (1902, pag. 326) dies in ähnlichen Fällen im Mark von Nuphar luteum konstatierte, sondern die äußersten intakten Zellen metakutisieren.

Bei Verwundungen, die ich gelegentlich an der oberirdischen Achse von Fuchsia coccinea wahrnahm, verhielt sich die Wundpolydermbildung genau wie bei Comarum palustre, d. h. es fand stets nur Abschluß des Siebteiles statt, dadurch, daß sich Polyderm aus dem Kallus zwischen Holz und Polydermwundrand gebildet hatte. Auch hier waren alle Kallus- und Zwischengewebezellen metakutisiert, und das so entstandene Gewebe zeigte infolge seiner enormen Unregelmäßigkeit auf den ersten Blick gar keine Ähnlichkeit mit Polyderm, das übrigens bei dieser Pflanze überhaupt sehr unregelmäßigen Bau besitzt. Die Tangential- und Radialreihen im Wundpolyderm sind hier nur im Jugendstadium zu verfolgen, wo man gelegentlich einmal eine noch nicht metakutisierte Zwischengewebezelle beobachten kann. Mit einiger Aufmerksamkeit kann man jedoch im Gewebe nach Anwendung der Roß'schen Doppelfärbung (vide pag. 38) die Endodermen resp. die Caspary'schen Streifen, wenn auch unregelmäßig und undeutlich, verfolgen. Auch hier findet in der Rinde einfach Metakutisierung der äußeren Zellen statt.

Anders ist dies bei Monochaetum hirtum. Verwundungen der Außenrinde, die ich hier in der Achse vorfand, zeigten folgende Erscheinung: Die äußersten intakten Zellen metakutisierten. Eine oder einige darunter liegende Zellschichten zeigten in ihren Zellen erst ein oder zwei Tangentialscheidewände, bevor sie eine Suberinlamelle einlagerten. Auch getrennt von diesem Gewebe waren innen noch einige Zellen des Collenchyms mitunter metakutisiert. Da diese Erscheinung eine gewisse Ähnlichkeit mit Korkbildung nicht verkennen läßt, verfolgte ich die Art des Wundverschlusses bei dieser Pflanze weiter in der Weise, wie bei Comarum palustre angegeben ist. Ich konnte jedoch nur ganz gleiche Verhältnisse feststellen wie die, die ich für letztere Pflanze beschrieb. Auch bei Monochaetum hirtum erfolgte also der Abschluß des Siebteils durch unregelmäßiges Wundpolyderm im Kallus, der mit dem Zwischengewebe metakutisierte. In der Außenrinde teilen sich jedoch die äußeren, gesunden Zellen erst ein- bis zweimal in der Richtung der Wundfläche und die Tochterzellen metakutisieren, oder es tritt auch an einzelnen Zellen direkt Metakutisierung ohne Zellteilung ein. Wenn auch durch letztere, also Meristembildung, ein Anklang an Korkbildung vorhanden ist, so sterben die metakutisierten Zellen doch nicht eher ab, als die ganze übrige Rinde. Sie schützen die Wundfläche als lebendes Gewebe, so daß es sich auch hier in der Tat n i c h t um Wundperiderm handelt.

Wirkung des Wassers auf das Polyderm submerser Pflanzenteile.

Nach Schenck (1889) bilden viele Pflanzen durch Einwirkung des Wassers an submersen oder in Schlamm liegenden Teilen Aerenchym. Man versteht im allgemeinen darunter ein zartes, spongiöses Gewebe, das den betreffenden Pflanzenteil umgibt und das von einer großen Zahl weiter Luftlücken durch-

setzt ist. Es kann sich durch Umwandelung von Parenchymgewebe oder aus einem sekundären Meristem bilden. In letzterem Falle ist das Aerenchym meist aus zweierlei Zellen zusammengesetzt, aus außerordentlich stark radial gestreckten und aus solchen Zellen, die ganz ungestreckt oder minder gestreckt bleiben. Es weist vielfach eine große Regelmäßigkeit im Bau auf. Dieses Aerenchym spricht Schenck (1889) als dem Korkgewebe homolog an, da es aus einem Meristem entsteht, das, je nachdem der Pflanzenteil submers oder trocken wächst, Aerenchym oder Kork hervorbringt. Schenck fand nun im Aerenchym, dessen Zellmembranen aus Kohlehydrat bestehen, gelegentlich ein- oder mehrschichtige Zellagen, die Suberinlamellen in die Zellen eingelagert hatten und einen korkähnlichen Charakter trugen, und kam zu dem Schluß, daß diese Schichten dadurch entstanden sein möchten, daß der betreffende Pflanzenteil abwechselnd von Wasser umspült, und dann wieder im Trocknen gewachsen sei. Wenn dies für eine Anzahl von Fällen vielleicht zutreffen mag, so doch unmöglich für die Onagraceen, Lythraceen, Hypericaceen und Melastomaceen, die, wie gezeigt wurde, überhaupt keinen Kork besitzen, sondern Polyderm.

Ich bin daher auf diese Verhältnisse näher eingegangen und werde sie zunächst an Lythrum salicaria erläutern: Zur Beobachtung wurden teils wildwachsende im Wasser stehende Exemplare benutzt, teils zweijährige Gartenpflanzen, die mit beginnender Vegetation im Wasser im Freien kultiviert wurden. Sie waren im Zeitpunkt der Untersuchung kräftig entwickelt und hatten eine Höhe von etwa 27 cm — 12 cm davon waren submers — und einen Durchmesser von 13 mm; 2 cm unter der Wasseroberfläche verjüngte sich die Achse nach oben hin und besaß 2 mm unter der Oberfläche den Durchmesser von 5 mm der über Wasser befindlichen Achse. Am untergetauchten Teil war die Außenrinde abgestorben und hing in langen braunen Fetzen dem weißen Gewebe an, das unter ihr in den breiten Spalten zum Vorschein kam.

An der submersen Achse waren eine Anzahl Nebenwurzeln gebildet. Diejenigen, die in größerer Tiefe unter der Wasseroberfläche lagen, wuchsen positiv geotropisch und senkten sich daher in den Schlamm. Je höher die Wurzeln an der Achse saßen, desto mehr machte sich das Bestreben geltend, nach der Wasseroberfläche zu wachsen und auch die Wurzelzweige strebten nach oben. Diejenigen Wurzeln, die die Wasseroberfläche erreichten, wuchsen unter ihr, horizontal schwimmend, fort. Sie waren gänzlich benetzt, also in nicht unmittelbarer Berührung mit der Luft. Inwiefern dieses Aufsteigen auf Aerotropismus beruht oder auf bloßem Auftrieb, habe ich nicht untersucht.

Die Verdickung der Achse beruht darauf, daß das Polyderm ungeheuer lakunös geworden ist (Taf. IV; Fig. 29). Die erste Polydermendodermis geht aus einem Meristem hervor, das sich, wie in trocken wachsenden Exemplaren, unter dem Sklerenchymring entwickelt. Nachdem das Meristem unter ständiger zentripetaler Teilung die achte bis zwölfte Zellreihe gebildet hat, wird die Polydermendodermis, wie üblich, in der zweitinnersten Zellage angelegt, während die innerste die Teilung ununterbrochen fortsetzt und nach weiteren fünf bis zwölf Zellreihen wiederum eine Endodermis liefert und so fort mit allmählich abnehmender Mächtigkeit des Zwischengewebes. Die Zellreihen desselben sind also größer an Zahl wie bei trocken lebenden Pflanzen, und ferner besteht der wesentliche Unterschied, daß die Lamellenbildung nicht in Intervallen fortschreitet, sondern die Teilung ohne Ruhepause ununterbrochen fortgesetzt wird, so daß bereits während des Primärstadiums der Polydermendodermis ein neues Polydermmeristem entstanden sein kann (Taf. IV; Fig. 29, a). In dem über Wasser befindlichen Teil erfolgt hingegen die Teilung zu einer neuen Polydermlamelle ganz normal erst dann, wenn das Sekundärstadium der innersten Polydermendodermis eingetreten ist. Die Produktion des submersen Polyderms ist infolge dieses Umstandes eine viel größere, als die des über Wasser befindlichen, so daß an älteren Exemplaren zehn und mehr Polydermendodermen im Jahre entstehen können.

Eine wesentliche Strukturveränderung erleiden die einzelnen Polydermlamellen (Taf. IV; Fig. 29). Das innerste Zwischengewebe weist in seinen wiederum innersten Schichten noch keine Besonderheiten auf (b). Jedoch schon von der drittinnersten Zellreihe ab zeigt sich eine auffällige Vergrößerung der Interzellularen, so daß die Zwischengewebezellen im Querschnitt isodiametrisch werden (c). Von etwa der siebenten bis achtinnersten Zellreihe ab (vielfach, zumal in späterer Jahreszeit, wie auf der Zeichnung aber schon viel eher) beginnen eine gewisse Anzahl Zellen jeder Zwischengewebezellreihe, und zwar meist radial hintereinander liegende, ein starkes radiales Wachstum nach außen hin einzugehen (d). Man findet

also zweierlei Formen von Zellen, über die Schenck (1889, pag. 544) in bezug auf das von ihm Aerenchym genannte Gewebe schreibt: „Zum Teil sind sie radial bedeutend gestreckt, zum Teil ungestreckt. Die „ersten bilden regelmäßige, durch das ganze Gewebe sich hindurchziehende radiale Reihen. Die letzteren „zwischen ihnen liegenden stellen den Verband der Fußstücke der ersteren her. Auf Querschnitten zählt „man zwischen den radialgestreckten ein bis sechs und mehr ungestreckte Zellen, auf Radialschnitten „dagegen gewöhnlich nur ein oder zwei." „Auf Tangentialschnitten konstatiert man, daß die Septen von „Interzellularen, die die Kommunikation des Lakunensystems bewerkstelligen, durchsetzt werden." Weiter gibt er die Gestalt der gestreckten Zellen als auf dem Radiallängsschnitt hammerartig an. Das innere Ende (e) der Zelle, also der Fuß, erscheint als der Hammerkopf, während der radial gestreckte Teil der Zelle als Stiel gelten würde (vergl. Schenck 1889; Taf. XXV; Fig. 17). Im Radialschnitt ist der vertikal stehende Hammerkopf nur an einer feinen Kontur innerhalb der Zelle zu erkennen (e).

Die Polydermendodermen (k) nehmen an dieser Umgestaltung teil. Radial gestreckt werden immer nur Primärzellen (g), und zwar liegen diese dann so, daß sie die Radialreihen der gestreckten Zwischengewebezellen (d) fortsetzen. Nur äußerst selten wird eine gestreckte Endodermzelle sekundär. Die erste, äußerste Endodermis bleibt bis auf wenige Zellen primär. Ihre Zellen unterscheiden sich in bezug auf ihre Gestalt fast nicht von denen des Zwischengewebes, nur erscheinen die Endodermzellen etwas besser und zusammenhängender tangential geordnet. Im übrigen hat aber in demselben Verhältnis Streckung der Zellen in radialer Richtung stattgefunden. Nach Färbung mit Chlorzinkjod oder Methylenblauglycerin tritt der Caspary'sche Streifen (h) deutlich hervor. Auf dem Tangentialschnitt (Taf. III; Fig. 21) ist jedoch eine bedeutende Abweichung vom Zwischengewebe zu erkennen. Während letzteres (Taf. III; Fig. 22), wie gesagt, sehr viel Interzellularen (J) besitzt, sind diese bei den Endodermen naturgemäß nicht zu finden. Diese Tatsache übersieht Schenck (l. c.) gänzlich, indem er das ganze Gewebe als Atmungsgewebe anspricht. Die Luft resp. das von der atmosphärischen Luft abweichende Gasgemisch müßte doch im ganzen Gewebe zirkulieren können, was jedoch durch die Endodermen, von deren Existenz und regelmäßig wiederkehrenden Erscheinung Schenck nichts erwähnt, durchaus verhindert werden muß. Durchlüftung könnte vom umgebenden Medium her infolgedessen höchstens in den äußersten Polydermlamellen von Rissen aus erfolgen, die in späterem Alter durch Aufplatzen der Gewebemassen entstehen oder in den außerhalb von der äußersten Polydermendodermis liegenden Gewebeelementen, wozu vor allem die Außenrinde gehört, deren Zellen sich ebenfalls isodiametrisch ausbilden, jedoch keine Radialstreckung zeigen. Die Außenrinde platzt jedoch schon nach der Bildung der etwa dritten Polydermlamelle durch die ungeheure Gewebebildung in Längsrissen auf und stirbt ab, so daß das von der in den Lakunen befindlichen Luft weiß gefärbte Polydermgewebe sichtbar wird.

Die zweite Polydermendodermis weist bereits in weit umfangreicherem Maße das Sekundärstadium auf, denn auf dem ganzen Umkreis sind immer einige der nicht gestreckten, isodiametrischen Endodermzellen sekundär geworden (i). Die Zellen hängen alle nur mit dem Caspary'schen Streifen zusammen. In der dritten Polydermendodermis werden bereits alle isodiametrischen Zellen sekundär, und nur die radialgestreckten bleiben als primäre Durchlaßzellen bestehen. Die Zahl der Durchlaßzellen ist also weitaus größer als bei Exemplaren trockenen Standortes. Das zu dieser Endodermis gehörige Zwischengewebe hat eine etwas geringere Zahl von Zellreihen als das der vorigen Polydermlamelle. Noch weniger mächtig ist das nächstinnere Zwischengewebe, so daß die Mächtigkeit sukzessive nach innen abnimmt. Gleichzeitig nimmt der Grad der Radialstreckung der Zellen nach innen ab. Umgekehrt nimmt die Zahl der ungestreckten Sekundärzellen in den Endodermen von einem gewissen Punkt an nach innen zu. Das Gewebe wird also, je länger die Entwickelung dauert, immer ähnlicher dem normalen Polyderm, so daß im Herbst gegen Ende der Vegetationsperiode nur noch normales Polyderm mit der üblichen Zahl von zwei Zwischengewebeschichten und mit $^1/_8$ ungestreckten Durchlaßzellen zur Ausbildung kommt. Die Interzellularen im Polyderm sind jedoch besonders groß, so daß die Zwischengewebezellen auf dem Querschnitt isodiametrisch erscheinen. Während im Sommer wohl fünf oder mehr lakunöse Polydermlamellen gleichzeitig am Leben sein können, nehmen diese an Zahl mit der Annäherung an die normale Polydermbildung mehr und mehr ab, bis im Herbst nur etwa noch zwei oder drei am Leben bleiben.

Die im Schlamm steckenden Achsenteile bilden ihr Polyderm ganz analog denen um, die im freien Wasser stehen. Auch an allen dickeren Wurzeln sind diese Erscheinungen häufig, doch zeigt die Hauptmasse der Wurzeln normales Polyderm, in dem nur die Interzellularen sehr groß sind, ohne daß Radialstreckung der Zellen eintritt.

Kommt eine mit normalem Polyderm bedeckte Achse unter Wasser zu stehen, so wird von dem Zeitpunkt an lakunöses Polyderm gebildet. Die jüngste noch meristematische Lamelle des Polyderms, die schon angelegt ist, bevor das Gewebe untergetaucht wird, beteiligt sich mit an der Bildung der Lakunen. Ist jedoch bereits eine primäre Endodermis in der Lamelle gebildet, so nimmt sie nach dem Untertauchen nicht mehr an der Lakunenbildung teil, und erst aus der Initialzelle entsteht lakunöses Polyderm. Durch die Radialstreckung des jungen Gewebes wird das bereits gebildete Polyderm gesprengt. Es platzt in Längsrissen auf und stirbt ab. Bringt man umgekehrt einen submersen Teil einer Pflanze, die mit lakunösem Polyderm versehen ist, aufs Trockene, so stirbt das Gewebe ab, und das Polyderm wird normal weiter gebildet. Der Wechsel zwischen Suberin führenden Zellschichten und solchen, die dessen entbehren, hat also mit dem Sinken und Steigen des Wassers, wie Schenck (l. c) es annahm, wenigstens in den polydermführenden Pflanzen, nichts zu tun, sondern dieser Wechsel liegt vielmehr ganz im Wesen des Polyderms.

Eine zweite Versuchsreihe, mit Epilobium hirsutum angestellt, ergab, daß sich auch diese Pflanze im Prinzip wie Lythrum salicaria verhielt. Auch hier bildete sich in der Achse, die zu ein Drittel im Wasser stand, wie in den dickeren Wurzeln lakunöses Polyderm von der beschriebenen Struktur, nur daß auf dem Querschnitt jede dritte bis fünfte Zelle radial gestreckt war. Die Hammerform war nicht so typisch ausgebildet, sondern die Zellen besaßen auf dem radialen Längsschnitt mehr Keulenform. Die ungestreckten Zellen haben den etwa vierfachen Vertikal- als Radialdurchmesser. Auch hier sind die Endodermen fest geschlossen, im Gegensatz zu dem interzellularenreichen Zwischengewebe. Merkwürdigerweise fand Schenck (1889, pag. 542) ein solches regelmäßiges lakunöses Gewebe nur an den Wurzeln, anders aber in der Achse. Er beschreibt das Aerenchym der Achse folgendermaßen: „Es besteht nämlich nicht aus regel„mäßigen konzentrischen Zonen, sondern erscheint auf dem Querschnitt als ein lockeres, ziemlich regel„loses Gewebe. Die Zellen einer jeden aus dem Phellogen hervorgehenden Zellenlage strecken sich ungleich„zeitig zu verschiedener Länge in radialer Richtung . . . . und lösen sich seitlich bis auf kleine Berüh„rungsflächen von einander los“ (vergl. Schenck 1889, Taf. XXV; Fig. 13). Von dem Vorkommen von suberinführenden Zellschichten erwähnt er garnichts. Hingegen wird festgestellt, daß der radiale Längsschnitt und der Querschnitt durch das Gewebe das gleiche Bild liefern, was meinem Befund wiederum widerspricht, da die gestreckten Zellen im radialen Längsschnitt keulenförmig sind und die ungestreckten einen viermal so großen Vertikal- als Querschnitt besitzen. Dem Autor lag also offenbar ein gänzlich anderes Gewebe vor, und ich kann mir diese Differenz nur in der Weise erklären, daß er eine andere Varietät von Epilobium hirsutum, oder eine andere Species in Händen hatte, die in der oberirdischen Achse gar kein Polyderm ausbildet oder doch nur in ihrem untersten Teil, der vielleicht nicht zur Untersuchung kam. Dies wird mir auch durch folgende Bemerkung wahrscheinlich (pag. 542): „Wächst Epilobium „hirsutum auf feuchtem Boden, so bildet sich an den im Boden steckenden Teilen eine Art Übergang „zwischen normalem Kork und Aerenchym. Die aus dem Phellogen hervorgegangenen Zellagen sind „nämlich nur zum Teil verkorkt und zwischen je zwei geschlossenen, verkorkten Lamellen schieben sich „in der Regel zwei Lagen unverkorkter Phelloidlagen ein.“ Unter dieser Beschreibung verbirgt sich offenbar das Polyderm. Bei den von mir zur Untersuchung verwandten Exemplaren zieht sich das Polyderm jedoch in mehr als die Hälfte der oberirdischen Achse hinein. So würde also das von Schenck beschriebene Gewebe ein Aerenchym gewesen sein, das mit dem Polyderm nichts zu tun hat, vielmehr aus der Innenrinde durch Meristembildung unter dem Sklerenchymring hervorgegangen sein könnte, wie ja überhaupt die verschiedenartigsten Gewebe zur Aerenchymbildung angeregt werden können.

Eine dritte Versuchsreihe mit Hypericum quadrangulum mißlang insofern, als das Polyderm dieser Pflanze nicht lakunös wird, wie dies auch von anderen Polydermen, so z. B. von dem von Comarum palustre zu sagen ist, deren Rhizome und Wurzeln ja ständig in Wasser resp. Schlamm gebettet sind. Doch kann man aus den Angaben von Schenck (1889, pag. 549—550) über Hypericum brasiliense und den dazu gehörigen

Zeichnungen sichere Rückschlüsse auf die hier obwaltenden Verhältnisse ziehen: An der Innengrenze der Außenrinde entsteht in Luftstengeln ein mehrschichtiges Gewebe, in dem einschichtige Zellreihen mit Suberinlamellen ausgekleideter Zellen und solche Zellschichten abwechseln, die keine Suberinlamellen führen. Diese, als Phelloidkork angesprochenen Gewebe, waren sicher Polyderm. Das hier entstehende lakunöse Polyderm der submersen Achsen und Wurzeln weicht beträchtlich ab von dem bei Lythrum beschriebenen Gewebe. Das Zwischengewebe besteht „aus radial zu verschiedener Länge gestreckten Zellen, „die sich seitlich oder auch vorn oder hinten von einander lösen und nur mit kleinen Berührungsflächen „in regelloser Weise zusammenhängen" (pag. 549). Die Endodermen werden gebildet „von konzentrischen, „völlig geschlossenen Lagen ungestreckter .... Zellen" (l. c., pag. 550) in einfacher Schicht. Das Gewebe bietet „auf Quer- und Längsschnitten den gleichen Anblick" (l. c., pag. 549), da die Zellen „gleiche Höhe und Breite besitzen" (l. c., pag. 549). Schenck (pag. 550) läßt die Frage offen, ob dieser regelmäßige Wechsel von suberinhaltigen und suberinfreien Zellenschichten auf wechselnde äußere Einflüsse zurückzuführen sei; doch handelt es sich hierbei eben nur um ein Charakteristikum des Polyderms.

Eine dritte Form des lakunösen Polyderms kommt bei den Melastomacaeen zur Ausbildung, wie sich aus den Angaben Schencks (l. c., pag. 549) über Acisanthera variabilis Triana und der dazugehörigen Zeichnung (Taf. XXVII, No. 26) mit Sicherheit entnehmen läßt. Das betreffende Gewebe bildet sich innerhalb der Zylinderendodermis. Es ist „sehr locker aus regelmäßigen Zonen aufgebaut und schließt „sich in seiner Form im wesentlichen an Lythrum salicaria an" (l. c., pag. 547). Die Endodermen werden gebildet durch „schutzscheidenähnliche Lagen von ungestreckten Zellen mit . . . Zelluloseverdickung . . ." Nach den Beschreibungen von Schenck (l. c.) zu urteilen, scheint ferner lakunöses Polyderm vorzukommen bei Epilobium roseum (pag. 543), Lythrum virgatum (pag. 545), Cuphea aperta, C. balsamona, C. ingrata (pag. 545—546). Nach Grosse (1899, pag. 25) käme noch Epilobium palustre hinzu.

Da von Schenck verschiedentlich Angaben gemacht werden, daß im Aerenchym auch solcher Pflanzen, die kein Polyderm bilden, ein- bis zweischichtige suberinführende Zellenlagen auftreten, so habe ich zum Vergleich auch diese Verhältnisse untersucht, deren Schilderung ich gleich hier mit einfügen will: Die in Luft befindlichen Achsen von Desmanthus natans (vergl. Schenck 1889, pag. 555) bilden aus etwa der zweiten Zellschicht unter der Epidermis Periderm. Das Phellogen teilt sich abwechselnd zentripetal und zentrifugal, so daß gleichviel Phelloderm- und Korkzellen abgeschnürt werden. Die Zellen sterben nach Ausbildung der Suberinlamelle nicht gleich ab, sondern können geraume Zeit leben, und zwar leben immer die innersten drei Zellenschichten, während von der vierten ab der Kork tot und lufthaltig ist. Die lebenden Korkzellen besitzen normale Protoplasten und lassen Plasmolyse zu. Sie haben auf der Tangentialansicht die typische polygonale Gestalt und liegen gänzlich unregelmäßig, und auch auf dem Querschnitt ist die Tangentialreihung sehr unvollkommen durchgeführt. Die Mittellamelle der Radial- und vielfach auch der Tangentialwände ist verholzt. Die Verholzung erfolgt erst n a c h der Ausbildung der Suberinlamelle. Das Periderm differenziert sich nach längerer oder kürzerer Zeit in tiefer liegenden Schichten, z. B. unter dem Sklerenchymring, und bildet so Schuppenborke.

Zweige, die auf dem Wasser liegen, umgeben sich mit einem lakunösen Gewebe, das keine Verkorkung aufweist. Es entsteht gleich dem Periderm aus der zweiten Zellschicht unter der Epidermis, jedoch in rein zentripetaler Teilungsfolge. Das Gewebe ist sehr locker und schwammig und besteht aus radial gestreckten, zylindrischen Zellen, die bis auf kleine Berührungsflächen sich von einander loslösen und sich nicht in regelmäßigen, konzentrischen Zonen anordnen, aber die radiale Reihung noch erkennen lassen. Phellodermbildung habe ich hier im Gegensatz zu Schenck (l. c.) nicht beobachten können. Anders verhält es sich, wenn ein mit Periderm bedeckter Zweig ins Wasser gerät. Die Korkbildung hört auf und mit ihr die Phellodermbildung, und das Meristem teilt sich lediglich zentripetal weiter und erzeugt das lakunöse Gewebe, indem es das Korkgewebe hochhebt und schließlich sprengt. Unter dem Aerenchym liegt nun allerdings Phelloderm, das jedoch direkt nichts mit ersterem zu tun hat.

Zu einer gewissen Zeit wird das Meristem, das das Aerenchym bildet, zum Phellogen, indem es anfängt, einzeln liegende, später sich zu einer geschlossenen Lage vereinigende Korkzellen und von nun an auch Phelloderm zu bilden. Zuerst und schon relativ früh im Jahre bildet sich eine einschichtige Kork-

lage auf der Oberseite der horizontal liegenden Achse. Gegen Ende der Vegetation schließt sich der Korkring ringsum und bringt das Aerenchym zum Absterben.

Kommt ein submerser Zweig an die Luft zu liegen, so stirbt das Aerenchym ab, und aus dem Meristem entsteht Periderm. — Während das Periderm stets auf der Unterseite und Oberseite der Achse gleichstark ausgebildet wird, entwickelt sich das Aerenchym auf der Unterseite weit stärker, mitunter zu doppelter Dicke wie auf der Oberseite, daher die Achse in dem Gewebe stark exzentrisch liegt. Durch den kräftigen Auftrieb des lufthaltigen Aerenchyms wird die Achse teilweise über die Wasseroberfläche hinausgehoben, so daß sie mit der Außenluft unmittelbar in Berührung kommt. Wie schon oben bemerkt, beginnt gerade hier sich schon ziemlich früh Periderm zu bilden, was eigentlich gegen die Anschauung spricht, daß es sich beim Aerenchym hauptsächlich um ein Atemgewebe handelt. Vielmehr macht es den Eindruck, als ob das Gewebe vornehmlich die Bedeutung eines Schwimmgewebes habe, das die Blätter und Blüten der Pflanze über der Wasseroberfläche hält.

In der Wurzel bildet sich das Aerenchym unter der Wurzelendodermis. Erwähnt sei hier noch die Eigentümlichkeit der oben (pag. 42) bereits erwähnten, Leitbündelendodermen führenden, kurzen Nebenwurzeln. Diese entwickeln ihr Aerenchym nicht unter den Endodermen, sondern aus einer Zellschicht außerhalb des von den Leitbündeln gebildeten Kreises.

Während bei Desmanthus natans im Aerenchym selbst niemals Kork vorkommt, liegt dies anders bei Mimosa cinerea, von der mir Alkoholmaterial von Herrn Prof. Schenck in Darmstadt gütigst zur Verfügung gestellt wurde. Im Prinzip verhält sich Kork und Aerenchym genau wie bei Desmanthus. Doch finden sich im Aerenchym öfters Peridermstreifen von ein bis zwei Zellenschichten. Auf dem Querschnitt erscheinen sie als Kreisabschnitt, nie als geschlossener Kreis. Die Korkzellen haben die typische polygonale Gestalt und sind nicht radial gestreckt. Die Korkschicht ist interzellularenfrei und ganz geschlossen. Sie bleibt, wie es scheint, am Leben und bringt das außenliegende Aerenchym nicht zum Absterben. Bei gewissem Alter resp. gewisser Mächtigkeit des Aerenchyms bildet das Meristem plötzlich auf dem ganzen Umkreis oder in Kreisabschnitten Kork aus unter Bildung von Phelloderm. Dieser Kork entspricht ganz den im Aerenchym liegenden Septen, und so erscheint es nicht ausgeschlossen, daß letztere regelmäßig in gewissen Intervallen zur Ausbildung gelangen, vielleicht in jedem Herbst, wie der Kork an submersen Achsen von Desmanthus natans.

Alles in allem springt genugsam der Unterschied des Aerenchyms aus Polyderm und des aus dem Phellogen entwickelten ins Auge, so daß ich nicht weiter darauf einzugehen brauche.

Das Polyderm in systematischer Beziehung.

Ich werde in folgendem die Familien, bei denen ich Polyderm gefunden habe, nach dem Engler'schen System zusammenstellen. Zugleich werde ich diejenigen Fälle berücksichtigen, bei denen aus Angaben in der Literatur auf das Vorkommen von Polyderm geschlossen werden kann, obgleich es von den Autoren in seiner Eigenart nicht erkannt wurde.

Rosaceae. Rosoideae. Ich fand Polyderm bei folgenden Pflanzen: Comarum palustre, Potentilla alba, P. fruticosa, P. argyrophylla; Fragaria vesca; Rubus Idaeus, R. reflexus, R. phoenicolasius; Spiraea Ulmaria; Alchemilla vulgaris; Agrimonia eupatoria; Sanguisorba officinalis; Rosa spinosissima, R. microphylla (außer der oberirdischen Achse, die bei den Roseen Kork bildet).

Nach den Angaben und Zeichnungen von Prodinger (1910, pag. 26—35) zu schließen, scheint Polyderm vorzukommen bei allen Rubinae und Potentillinae und einem Teil der Dryadinae, und zwar bei Waldsteinia, Coluria und Geum, während Fallugia, Cowania und Dryas Peridermbildung besitzen. Die ersteren sind krautig, die letzteren holzig. Bei den strauchigen Potentillinae wie Potentilla argentea und Potaninia scheint wiederholte Polydermbildung vorzukommen, wie ich dies für Potentilla fruticosa sicher stellte. Prodinger gibt zwar für Potaninia (pag. 30) wie auch für Hagenia (pag. 40) an, daß kein Caspary'scher Streifen ausgebildet würde. Jedoch liegt nach der entsprechenden Zeichnung (No. 27

und 42), wie es scheint, doch typisches Polyderm vor. Ferner weisen mit ziemlicher Sicherheit alle Ulmarieae, die unterirdischen Teile aller Roseen und die Sanguisorbeen (Prodinger 1910, pag. 38—45) Polyderm auf. Von letzteren scheint Cliffortia jedoch Arten mit Polyderm und solche mit Phelloidkork zu besitzen (l. c., pag. 42), was noch nachzuprüfen wäre. Kerrieae (l. c., pag. 24) und Cercocarpeae (l. c., pag. 36) bilden Periderm.

Spiraeoideae. Von den Spiraeoideen scheinen, nach Prodinger (1910) zu schließen, lediglich die Neillieae Polyderm zu bilden. In der Tat fand ich bei Stephanandra Tanakae dieses Gewebe in Achse und Wurzel. Bei Neillia amurensis hingegen zeigte sich nur in der Wurzel normales Polyderm, während die Achse eine eigenartige Kombination von Periderm und Polyderm besitzt (siehe pag. 105). Spiraea besitzt Polyderm ohne Phelloid, wie ich mich an Spiraea hypericifolia und S. aruncus in Wurzel und Achse überzeugte. Bezüglich des Subgenus Euspiraea behauptet Prodinger (1910, pag. 9), daß die Korkzellen gleich den Endodermzellen einen Caspary'schen Streifen (Verdickung der Suberinlamelle in der Radialwand) aufweisen sollen. Ich habe dies bei Spiraea hypericifolia nachgeprüft und unzutreffend gefunden. Es liegen normale Korkzellen vor, die mit Endodermzellen durchaus nichts gemein haben. Während in der direkt über dem Kork liegenden Zylinderendodermis der Caspary'sche Streifen gut im Sekundärstadium der Endodermzellen sichtbar zu machen ist, zeigt sich in den Korkzellen nur die gleichmäßig rings um die Zelle laufende, verholzte Primärmembran. — Bezüglich der Quillajeen wurde bei Prodinger (1910, pag. 13) die Frage der Peridermbildung in der Wurzel offen gelassen. Doch die Angaben über Exochorda grandiflora (l. c.) gaben mir einen Hinweis dafür, daß das Vorkommen von Polyderm in der Wurzel möglich sei. Ich untersuchte daher Exochorda Alberti und Quillaja saponaria. Letztere besitzt in Achse und Wurzel normales Periderm, und zwar in der Achse in subepidermaler Lage; Phelloid fehlt. Die Achse von Exochorda Alberti verhält sich entsprechend. In der Wurzel zeigt sich Ringelborke, und zwar wechseln die Periderme, die nicht mehr als drei Korkzellschichten besitzen, mit Sklerenchymringen ab, die wiederum in Parenchym liegen. Diese nicht verkorkten Gewebestreifen sind etwa so breit, oder wenig breiter als die Korkstreifen. Ich habe bis vier derartiger Periderme beobachtet, deren äußerstes noch nicht zerrissen oder verloren gegangen war. Das innerste zeigt die Eigenart, daß es noch lebt. — Holodiscus hat nach Prodinger (1910, pag. 14) phelloidloses und phellodermhaltiges Periderm.

Die übrigen Familien der Rosaceen: Pomoideae (Prodinger 1910, pag. 22), Neuradoideae (l. c., pag. 65), Prunoideae (l. c., pag. 46), Chrysobalanoideae (l. c., pag. 46) besitzen Periderm ohne Phelloid.

Parietales. Hypericoideae. Zur Untersuchung gelangte Hypericum quadrangulum mit Polyderm. Nach Weiß (1893, pag. 21) läßt sich mit ziemlicher Sicherheit auf das Vorkommen von Polyderm auch bei Androsaemum officinale und A. parviflorum schließen. Weiter wird sich Polyderm finden bei Hypericum calycinum, wie sich aus der Beschreibung von Douliot (1889, pag. 345) entnehmen läßt, bei Hypericum brasiliense, was mit Sicherheit aus der Arbeit von Schenck (1889, pag. 545—550) hervorgeht, und soweit aus der Arbeit von Kexel (1896) zu ersehen ist, im allgemeinen für die Hypericeen überhaupt. Dasselbe wird vermutlich für die Cratoxyleae und für die Vismieae Geltung haben, da nach Douliot (1889, pag. 344) Cratoxylon coccineum und Vismia cayennensis, das „assise plissée" im regelmäßigen Wechsel mit „liège mou" zeigt. Bei beiden würden danach die Endodermen einseitige Tertiärauflagerungen besitzen, und zwar bei Cratoxylon coccineum außenseitige. Somit steht zu erwarten, daß das Polyderm allen Hypericoideen gemein ist.

Myrtiflorae. Lythraceae. Gefunden wurde Polyderm bei Lythrum salicaria und Cuphea lanceolata. Nach den Beobachtungen von Schenck (1889) zu schließen, wird es sicher auch zu finden sein bei Lythrum virgatum (pag. 545), Cuphea aperta, C. balsamona, C. ingrata (545—546). Günther (1905) stellt fest, daß dem weitaus größten Teil der Lythraceen der von Weiß beschriebene Korktypus zukommt, der sich ja als Polyderm erwiesen hat, so daß man annehmen kann, daß letzteres in dieser Familie sehr häufig anzutreffen ist, so außer den genannten bei Diplusodon, Lagerstroemia, Woodfordia, Ginoria,

Adenaria, Heimia (ev. verholztes Zwischengewebe), Lawsonia inermis und Nesaea (bei beiden ev. sklerotisches Zwischengewebe (pag. 10, 11). Doch kommt bei den Lythraceen offenbar auch Kork vor. So erscheint dies nach den Angaben des genannten Autors (pag. 8, 9) wahrscheinlich bei Pemphis, Pleurophora, Desodon verticillatus, während Crenea und Peplis möglicherweise keines der beiden Gewebe entwickeln, da sich nach Günthers Beschreibung (l. c.) nur eine einzige Korkschicht ausbildet, die als Endodermis aufgefaßt werden könne (Folgeendodermis?).

Melastomaceae. Polyderm wurde festgestellt bei Monochaetum hirtum und Centradenia rosea. Nach den Angaben von Günther (1905, pag. 26) ist anzunehmen, daß es in dieser Familie durchgängig anzutreffen sein wird.

Myrtaceae. Die Myrtaceae bilden offenbar meist Polyderm aus. Ich stellte es fest an: Myrtus communis, Eugenia Ugni, Leptospermum laevigatum, Callistemon semperflorens, Melaleuca ericifolia. Doch traf ich bei Eucalyptus globulus Periderm an. Nach einer Beschreibung von Günther (1905, pag. 31) scheint sich bei Calothamnus lateralis, gibbosus und quadrifidus eine eigenartige Schutzeinrichtung der Blüte aus dem Polyderm zu entwickeln. Demnach würde dieses an der einen Seite des Stengels unterhalb einer Blüte so stark wuchern, daß es letztere napfförmig umschließt. Die Wucherung kommt, wie sich aus der Angabe mit ziemlicher Sicherheit ersehen läßt, dadurch zustande, daß die Zwischengewebezellen sich mächtig in radialer Richtung strecken, während die Endodermzellen offenbar ihre normale Gestalt beibehalten.

Oenotheraceae. Für die Oenotheraceae stellte ich Polyderm fest bei Oenothera purpurea, O. biennis; Epilobium hirsutum, E. montanum, E. alsinifolium; Fuchsia coccinea. Aus der Beschreibung von Schenck (1889, pag. 543) läßt sich ersehen, daß es auch bei Epilobium roseum anzutreffen sein wird, und nach Grosse (1899, pag. 25) wohl auch bei Epilobium palustre. Ferner kommt nach Angaben von Douliot (1889, pag. 365—366) zu schließen, Polyderm wohl auch bei Circaea mollis vor, denn das „assise plissée" soll in der Radialwand gleich Endodermen gefaltet sein, wobei das frühe Auftreten der Falten hervorgehoben wird. Auch Lopecia racemosa soll sich nach Douliot (1889, pag. 366) genau wie Fuchsia verhalten, würde demnach vielleicht auch Polyderm besitzen, während Trapa natans gar keinen Kork bilden soll. Über das Verhalten von Jussiaea habe ich in der Literatur keinen genügenden Anhalt gefunden, doch steht zu erwarten, daß die Oenotheraceae nirgends Kork, sondern nur Polyderm bilden.

Bei all diesen Polyderm führenden Familien fällt sogleich die enge verwandtschaftliche Beziehung zueinander auf. Handelt es sich doch nur um Familien der Rosales, Parietales und Myrtiflorae. Es sind die einzigen, in denen bis jetzt Polyderm nachgewiesen ist. Doch kommt vielleicht in noch anderen Familien der angegebenen Reihen Polyderm vor. So ist auffallend, daß von den Parietales sich einzig die Hypericaceae durch dieses Gewebe auszeichnen sollen. Nach der vorliegenden Literatur kommen eventuell noch folgende Familien der Myrtiflorae als polydermbildend in Betracht:

Penaeaceae. Angaben von Günther (1905, pag. 22) lassen erkennen, daß man Polydermbildung auch in dieser Familie finden wird, da sie sich ganz analog den Lythraceae verhalten soll.

Olineaceae. Dasselbe gilt nach diesem Autor (l. c.) für die Olineaceen, die möglicherweise sklerotisches Zwischengewebe besitzen.

Lecythidaceae. Nicht unmöglich ist, daß sich bei Gustavia augusta, Cariniana brasiliensis und Lecythopsis rufescens Polyderm vorfindet, da Solereder (1889, pag. 404) angibt, daß deren Kork sich wie der der Myrtaceen verhalten soll. Im allgemeinen enthält diese Familie, nach Günther (1905, pag. 25) zu schließen, jedoch nur Pflanzen mit phelloidfreiem Kork. Dasselbe wird wohl (Günther l. c.) zutreffen für alle übrigen Familien der Myrtiflorae, abgesehen von den Halorrhagidaceen, die gar keinen Kork zeigen sollen.

Wenn sich auch die bisher gewagten Rückschlüsse aus Angaben der Literatur der Hauptsache nach bestätigen werden, so möchte ich mich doch nirgends für das Vorkommen von Polyderm verbürgen,

als in den von mir daraufhin untersuchten Fällen. Wie vorsichtig man dabei in der Verwendung solcher Hinweise sein muß, geht daraus hervor, daß sich eine Anzahl derselben als trügerisch erwiesen. Im folgenden werde ich Fälle besprechen, in denen die Angaben der Autoren auf Polydermbildung schließen ließen, während sich im Laufe meiner Untersuchungen das Irrtümliche dieser Mutmaßung herausstellte.

Weiß (1890, pag. 61) läßt sich darüber aus, daß die Korkzellen von Escallonia illinata, E. pulverulenta und E. rubra sich in jeder Beziehung genau wie die Zylinderendodermzellen verhalten sollen. Man konnte daraus schließen, daß Polyderm bei den Saxifragoideen vorkomme, um so mehr, da bereits Sanio (1860, pag. 100) über eine abnorme Teilungsfolge bei Philadelphus coronarius berichtet, die gleich der von Melaleuca sein soll. In der Tat verhält es sich wie folgt: Escallonia rubra bildet auf 14 cm Spitzenabstand, nachdem die Außenrinde abgestorben ist, unter der Zylinderendodermis normalen Kork. Seine Zellen haben nicht das geringste mit Endodermzellen zu tun, so daß ich nicht erkannt habe, worauf sich die Angabe von Weiß bezieht. Die Korkzellen sind radial etwas mehr gestreckt, als die Zylinderendodermzellen und die Primärmembran ist ringsherum verholzt. In der Wurzelendodermis kommen Stützwände vor, die natürlich im Kork nie zu treffen sind. Die Bildungsweise des Korkes ist, wie auch schon Weiß (1890, pag. 61) erwähnt, folgende: Der Kork bildet sich nicht regulär aus einem Phellogen, sondern nachdem sich dieses ein- bis zweimal geteilt hat, verkorken die Phellogenzellen selbst und die darauf nach innen folgenden Zellen gehen in Teilung über. Daraus resultiert ein unregelmäßiges Gewebe, das sich aus ganz ungleich großen Zellen zusammensetzt, da die Phellogenzellen die abgetrennten Korkzellen an Größe weit überragen (vergl. pag. 3 dieser Arbeit).

Philadelphus coronarius und Ph. latifolius verhalten sich folgendermaßen: In der Achse wie in der Wurzel wird Periderm gebildet, das in der Achse unter einem vielfach unterbrochenen Sklerenchymring seinen Ursprung nimmt. Das Periderm besteht aus meist ein- bis zu dreischichtig angeordneten, etwas radial gestreckten, weitlichtigen Korkzellen, zwischen die unregelmäßig Phelloidlagen eingestreut sind. Diese sind teils sklerenchymatisch, teils metakutisiert, teils, doch am seltensten, bestehen sie aus reinen Kohlehydraten. Die Phelloidzellen sind flach, die echten Korkzellen, wie die metakutisierten Phelloidzellen zeigen sehr häufig eine Wellung der Radialwand, die jedoch natürlich mit dem Caspary'schen Streifen nichts zu tun hat, da ein solcher weder im primären noch im sekundären Zustand der Zellen nachzuweisen ist. Die innerste Korkzellage lebt meistens. (Vergl. Sanio 1860, Fig. 68, 69, 70). Das Periderm bildet sich in der Weise, daß sich aus dem Phellogen ein im normalen Falle drei-, und bis zu fünfschichtiges Meristem entwickelt, und zwar in zentrifugaler Reihenfolge. Aus der äußeren oder auch nächstinneren Schicht bildet sich nun der Kork. Die nach innen übrigbleibenden Zellen werden Phelloid bis auf die innerste Zellreihe. Die Phelloidzellen können sich, bevor sie metakutisieren, noch mehrmals teilen, so daß an solchen Stellen das Gewebe sehr vielschichtig ist. Die innerste Zellreihe nun wird zum Phellogen eines weiteren Periderms, das wie das erste, also zentrifugal entsteht, so daß, wie schon Sanio (1860, pag. 100) schreibt, die Zellenfolge „im allgemeinen zentripetal, in den einzelnen Abschnitten zentrifugal" ist. Sanio (l. c.) stellt in dieser Beziehung, wie gesagt, Philadelphus coronarius zu Melaleuca stypheloides, indem er vermutet, daß auch hier dieselbe Teilungsfolge obwaltet, ohne jedoch, wie er selbst sagt, an geeignetem Material dies sichergestellt zu haben. Da Melaleuca jedoch zentripetale Teilungsfolge und Polyderm besitzt, sind die genannten Pflanzen nicht miteinander zu vergleichen.

Hydrangea scandens führt in Wurzel und Achse Periderm, das sich in letzterer in einer Zellschicht bildet, die einer einschichtigen sogenannten Stärkescheide innen anliegt. Das Periderm besteht aus etwa gleichviel Kork- und Phellodermzellschichten. Der Kork bewirkt das Absterben der Außenrinde erst, wenn er etwa zwei- bis dreischichtig und damit quartär geworden ist. Bis dahin bleibt die Rinde auch äußerlich grün.

Zieht man weiter die Angaben von Holle (1893, pag. 8) in Betracht, so zeigt sich, daß bei den Saxifragaceen alle Trieben subepidermales Periderm haben mit Ausnahme der Philadelpheen, Hydrangeen und Ribesaceen, deren Periderm im innersten Teil der primären Rinde entsteht, und mit Ausnahme der Escallonieen, die das Periderm unter der Zylinderendodermis bilden. Nach Leist (1890, pag. 317) entwickeln freilich auch die Saxifrageae das Periderm unter der Zylinderendodermis, und zwar dort, wo

diese als die äußerste lebende Schicht nach dem Absterben der Außenrinde durch das starke Dickenwachstum Risse bekommen hat. Phelloid fehlt bei den Saxifrageen völlig. Alles in allem kommt offenbar bei den Saxifragoideae keine Polydermbildung vor.

Auch für die Rubiaceen sind eine Anzahl Anhaltspunkte dafür vorhanden, daß ein wenigstens dem Polyderm ähnliches Gewebe vorkommen könnte. So schreibt Douliot (1889, pag. 383) über Rogiera cordata: „Le périderme de cette plante présente cette particularité que la dernière assise de liège formée „porte des plissements qui se colorent en vert par le vert d'iode." In die dazu gehörige Zeichnung (No. 61) sind Punkte eingesetzt, wie bei der Andeutung der Caspary'schen Streifen in der Zeichnung von Comarum palustre (No. 30). Diese Angaben beziehen sich jedoch auf eine eigenartige Verdickung der Radialwände in den Korkzellen (Taf. I; Fig. 4, d), auf die ich bereits im Anhang der Abhandlung über das Periderm in bezug auf Rogiera (Rondeletia) speciosa hinwies (pag. 33 dieser Arbeit), und die nichts mit einem Caspary'schen Streifen gemein hat. Polyderm liegt also nicht vor, zumal das Gewebe ja aus den äußeren Schichten der Außenrinde hervorgeht. Ganz die gleichen Verhältnisse konnte ich bei Coffea arabica feststellen (Taf. I; Fig. 1, a), bei der sich das Periderm in tieferen Rindenschichten bildet (pag. 31 dieser Arbeit). Die äußere Zellreihe des Korkes soll hier nach Douliot (1889, pag. 384) wie die Endodermis Caspary'sche Streifen führen. Bei Leptodermis lanceolata soll nach Douliot (1889, pag. 385) das Periderm aus der Endodermis hervorgehen, und in der äußersten Zellschicht sollen sich die Faltungen der Endodermradialwand wiederfinden. Ich konnte in der Wurzel lediglich Kork feststellen, der aus der der Wurzelendodermis anliegenden Zellschicht hervorgeht und dessen innere drei Schichten leben. In diesen läßt sich übrigens die Entwicklung der Zellen vom Primär- bis zum Quartärstadium vorzüglich beobachten (pag. 14 dieser Arbeit). Die Tertiärauflagerungen sind außenseitig etwas dicker. Weiter konnte ich an den Zellen nichts Besonderes bemerken, so daß ich nicht weiß, worauf sich die Behauptung von Douliot bezieht. Phelloid kommt in dem Kork nicht vor. Auch Pavetta gracilis und P. indica sollen nach Douliot (l. c.), wenn auch viel weniger deutlich, die obenerwähnte Erscheinung zeigen. Doch konnte ich in der Wurzel von Pavetta madagascariensis ebenfalls keinen Anhaltspunkt für die Erklärung dieser Behauptung finden, da ich weder die Verdickung der Radialwand von Coffea arabica noch sonst etwas Besonderes wahrgenommen habe. Höchstens waren die Radialwände mitunter einmal etwas gewellt. In bezug auf Galium verum gibt Weiß (1890, pag. 58) an, daß die Korkzellen das gleiche Verhalten und Aussehen wie Endodermzellen haben, doch habe ich in Wurzel und Achse nur Kork ohne die mindeste Verwandtschaft mit Endodermzellen feststellen können. Das gleiche trifft nach meinen Beobachtungen zu für Psychotria emetica, Rubia tinctorum, Myrmecodia echinata, Richardsonia pilosa, so daß bei den Rubiaceen sich wohl schwerlich Polyderm finden wird.

Beziehungen zwischen Polyderm und Periderm.

Bei der Gattung Rosa findet sich die Eigentümlichkeit, daß nur in unterirdischen Achsen und Wurzeln sich Polyderm bildet, während die oberirdische Achse Periderm erzeugt. Diese beiden heterogenen Gewebe zeigen an der Übergangsstelle von unterirdischer zu oberirdischer Achse eine Durchmischung, indem sie in der Übergangszone sich übereinander schieben, wobei der Kork außerhalb des Polyderms zu liegen kommt. Beide Gewebe zeigen in dieser Region große Unregelmäßigkeit und Variabilität.

Rosa microphylla kann als Beispiel für diese Verhältnisse dienen. Die oberirdische Achse besitzt epidermales Periderm ohne Phellodermbildung. Die Zellen des Korkes haben im Querschnitt polygonale Gestalt und sind regelmäßig gelagert. Jede Zelle, die sich bildet, wird sogleich sekundär und stirbt damit ab. Erst dann setzt wieder Teilung der Phellogenzellen ein. Das Polyderm der unterirdischen Achse ist äußerst regelmäßig gebaut und besitzt Zwischengewebe von ein bis zwei Zellen Breite. Polyderm und Periderm treffen unmittelbar über dem Erdboden zusammen und bilden eine 3—5 mm lange Übergangszone (Taf. II; Fig. 16). In dieser ist das Periderm nicht mehr epidermal, sondern entwickelt sich aus der innersten Zellschicht der Außenrinde (R). Das Phellogen teilt sich hier nicht nur in zentripetaler, sondern auch in zentrifugaler Richtung, so daß Phelloderm (Ph) zur Entwicklung gelangt. Hierauf rückt die

äußerste Polydermendodermis (E^1) von unten herauf vor und bildet sich in der Übergangszone nun nicht wie bisher aus einem zentripetalen Meristem, sondern direkt in dem jedenfalls noch meristematischen Phelloderm, also aus einem zentrifugalen Gewebe. Kommt eine zweite Polydermendodermis (E^2) in der Übergangszone zur Anlage, so wird eine Polydermlamelle aus der der ersten Endodermis innen anliegenden Zellschicht entwickelt. Das Zwischengewebe metakutisiert meist unter Verlust der Interzellularen. Das Korkgewebe (K) tritt in sehr unregelmäßiger Stärke auf, meist zwei- bis vierreihig. Die Primärlamellen verholzen. Auch dem Kork außen anliegende Rindenzellen (M) können metakutisieren, so daß ein auf den ersten Blick korkartiges Gewebe aus den heterogensten Elementen zusammengesetzt ist und infolgedessen eine entsprechende Unregelmäßigkeit im Bau aufweist. Verfolgt man den Verlauf dieses Zellgemisches, das zwischen Zylinder (C) und Außenrinde (R) liegt, nach oben hin, so zeigt sich, daß es in verschiedener Höhe nach außen abbiegt, die ganze Außenrinde durchläuft und an die Epidermis ansetzt, resp. an den normalen Kork, sofern dieser bereits ausgebildet ist. Ist dies nicht der Fall, so ist die Achse von hier ab grün, während nach unten hin die Rinde abgestorben ist. Verfolgt man das Zellgemisch nach unten hin, so zeigt sich, daß die Peridermzellen immer mehr verschwinden und im selben Maße das Polyderm an Regelmäßigkeit gewinnt, bis es an der unteren Grenze der Übergangszone sein völlig normales Aussehen und normale Bildungsweise zeigt. Von da ab treten keine Korkzellen mehr auf.

Oberhalb der Übergangszone bildet sich normalerweise, wie gesagt, nur Epidermperiderm. Jedoch kommt es im untersten Teil der oberirdischen Achse einige Zentimeter über dem Boden mitunter vor, daß, wenn auch selten, noch einmal in tieferen Schichten der Außenrinde eine Peridermpartie entsteht, die bogenförmig mit ihren Rändern an die Epidermis anschließt. Wenn ein solches Periderm allmählich eine gewisse Dicke, etwa von drei bis vier Zellenschichten erreicht hat, so tritt plötzlich lebhaft Phelloderm auf, und in diesem entwickeln sich kurz hintereinander zwei Endodermen in einem Abstand von ein bis zwei Zellenbreiten. Sie beginnen in ihrer Entwicklung an der Epidermis und schreiten nach innen fort, bis ihre inneren Ränder zusammenstoßen. Das Zwischengewebe verkorkt später und das Wachstum des Periderms hört damit auf.

Bei Rosa spinosissima liegen die Dinge etwas anders. Das Oberflächenperiderm wird in kleinen Partieen angelegt, die sich allmählich zusammenschließen. Später entstehen Periderme in tieferen Rindenschichten, an der Basis der Achse in den innersten, so daß Schuppenborke entsteht. Die Korkzellen lassen ein Primärstadium erkennen und sterben mit dem Sekundärstadium ab. Das Gewebe zeigt nur sehr undeutliche Reihenbildung, und Phelloderm wird nirgends gebildet. Unmittelbar über dem Erdboden erscheint von unten herauf ein Meristem rings um die Achse und etwa drei Zellen außerhalb des Sklerenchymringes. Es schließt mit seinen Außenzellen vielfach direkt an das innerste Korkgewebe an. Die Teilungsfolge ist sehr kompliziert und wechselnd Ungefähr scheint sie folgende zu sein: In den Initialzellen entstehen schnell hintereinander zwei tangentiale Scheidewände. Die dadurch gebildete Mittelzellreihe wird zu einem zentrifugalen Meristem. Darauf bildet sich die äußere Zellenreihe des ersten Meristems, die also dem zweiten außen anliegt, entweder direkt zur Zylinderendodermis um, oder sie geht erst in zentripetale Teilung über, und aus dem so entstandenen Meristem bildet sich in der innersten Schicht die Zylinderendodermis aus. Außerhalb derselben kann später noch eine zweite Endodermis streckenweise entstehen. In dem zu zweit genannten Meristem, das aus der Mittelreihe des ersten hervorging, bildet sich die erste Polydermendodermis, und zwar meist durch ein Zwischengewebe von einer Zellreihe von der Zylinderendodermis getrennt. So sind aus einer ursprünglich gemeinsamen Initialschicht zwei nebeneinander liegende verschiedene Gewebe entstanden, von denen das äußere zentripetal, das innere zentrifugal gebildet ist. Das Zwischengewebe sowohl als auch die zwischen Zylinderendodermis und Kork liegenden Parenchymzellen metakutisieren vielfach. Dies Zellgemisch biegt ebenfalls am oberen Rand der Übergangszone nach außen zur Epidermis ab, während nach unten immer mehr normales Polyderm unter einer primär gebildeten Zylinderendodermis hervortritt.

Diese Beziehungen von Polyderm und Periderm sind in den angegebenen Fällen mehr oberflächlicher Natur und beruhen nur in einer Berührung der beiden an und für sich auf verschiedene Teile der Pflanze beschränkten Gewebe, wodurch allerlei Unregelmäßigkeit hervorgerufen wird. Viel bedeutsamer ist

der Konnex der beiden Gewebearten in der Achse von Neillia amurensis. Hier zeigt sich eine höchst eigentümliche Verquickung derselben (Taf. III; Fig. 24). Innerhalb eines Sklerenchymringes (Sc), der nach Prodinger (1910, pag. 8) dem Zentralzylinder angehört, zeigt sich Peridermbildung. Aus den Initialzellen entwickeln sich, wie schon Prodinger (l. c.) bemerkt, zentrifugal eine oder einige Zellagen Phelloderm (Phd). Darauf setzt rein zentripetale Teilung ein, die einen Kork (K) erzeugt, der durchschnittlich von drei zu drei Zellschichten von einer einzelligen Phelloidlage (Ph) durchsetzt ist. Auch die erste, äußerste Schicht wird zu Phelloid. Im Jahre werden durchschnittlich drei solcher Korklagen gebildet (vergl. auch Prodinger l. c.). Während die primären Korkzellen, die etwa drei Schichten umfassen, keine Interzellularen zwischen sich lassen, und auch an den später zu Phelloid werdenden Zellen nur selten Interzellularen zu beobachten sind, treten solche im Herbst nach Ausbildung der dritten Korklage plötzlich im ganzen Meristem, das zu fünf Zellagen heranwächst, regelmäßig auf. Nur die zweitinnerste und drittinnerste Zellage besitzen zwischen sich zunächst keine Interzellularen. In der drittinnersten, also mittelsten Schicht entwickelt sich nun in normaler Weise eine Endodermis (a). Dieser schließt sich also nach außen ein zweischichtiges Zwischengewebe (b) an und nach innen ebenfalls ein ähnliches Gewebe (c), das auch nach der Endodermis hin bald noch Interzellularen ausbildet. Die Endodermis entwickelt sich der Hauptsache nach bis zum Tertiärstadium, doch bleiben zunächst eine Menge Endodermzellen im Primärstadium bestehen. An den Stellen, an denen zwei derselben nebeneinander liegen, kann man mit großer Deutlichkeit den Caspary'schen Streifen wahrnehmen (bei a). Mitunter metakutisieren später auch einzelne, der Endodermis anliegende Zellen. Gegen den Winter hin stirbt alles Gewebe bis zur Endodermis ab, so daß diese die äußerste lebende Schicht bildet. Dieser Zustand bleibt den Winter über bestehen, und im Frühjahr beginnt wieder die Korkbildung, und zwar in der innersten Zellschicht, also eine Zellschicht von der Endodermis entfernt. Die äußerste Zellreihe bleibt wieder unverkorkt (c), so daß also innerhalb der Endodermis zwei Parenchymzellagen bestehen bleiben. Ob wieder zunächst Phellodermzellen abgeschnürt werden, vermochte ich nicht festzustellen, doch ist es nicht unmöglich. Die Endodermis schließt sich allmählich ganz oder doch bis auf nur sehr wenige primär gebliebene Zellen und stirbt ab, nachdem etwa zwei lebende Korkzellreihen im Sekundärstadium innerhalb derselben gebildet sind (etwa das Stadium in der Zeichnung). Auch ferner bleiben die etwa zwei innersten Korkzellagen am Leben. Die Kork- und Polydermbildung geht im zweiten Jahre (II) in der nämlichen Weise wie im ersten (I) von statten. Im dritten Jahre wird die Korkbildung jedoch nicht wieder innerhalb der Polydermlamelle aufgenommen, sondern sie beginnt von neuem innerhalb eines, inzwischen in einiger Entfernung davon entstandenen Sklerenchymringes. Solcher Sklerenchymringe sind in älteren Achsenstücken etwa zwei bis drei konzentrisch ineinander gelegen, und etwa alle zwei Jahre begibt sich die Peridermbildung unter den nächstinneren (vergl. hierüber auch Prodinger 1910, pag. 8). Alle diese Zahlenverhältnisse auch in bezug auf die Mächtigkeit der Kork-, Phelloid- und Zwischengewebelagen unterliegen gelegentlich kleinen Schwankungen; doch bleibt die Endodermis natürlich immer einschichtig.

Die Korkzellen sind radial so groß wie tangential und vertikal, oder auch vertikal ein wenig gestreckt. Auf dem tangentialen Längsschnitt wie auf dem radialen Querschnitt sind sie sechseckig (K). Die Zellen entwickeln kein Tertiärstadium, sind also frei von Kohlehydratlamellen. Sie erscheinen im Quartärstadium farblos und sind mit Luft erfüllt. Prodinger (1910, pag. 8) gibt eine Wellung der Radialwände an, die ich jedoch nirgends wahrgenommen habe. Im Phelloid (Ph) sind Interzellularen sehr selten. Die Zellen desselben besitzen dieselbe Gestalt, wie die Korkzellen, und die Zellwände bestehen aus reinen Kohlehydraten. Eine ganz andere Gestalt zeigen die Zellen der Polydermlamelle (P), also der fünf Zellreihen, zu denen die Endodermis gehört. Diese Zellen besitzen zwar dieselbe Tangential- und Vertikalausdehnung wie die Korkzellen, da sie ja genetisch mit diesen zusammenhängen, aber radial sind sie halb so hoch und im Querschnitt rechteckig, haben also die Gestalt derjenigen des Wurzelpolyderms dieser Pflanze und vieler anderer Rosaceenpolyderme. Ferner zeigen diese Zellen die bekannte ebenmäßige Radial- und Tangentialreihung wie im normalen Polyderm. Die Zellen weisen Interzellularen unter sich auf, bis auf die dicht geschlossene Endodermis, und sind unverholzt. Die Endodermzellen selbst unterscheiden sich von den Korkzellen, abgesehen von ihrer Gestalt und dem Caspary'schen Streifen dadurch, daß sie Tertiärauflagerungen

besitzen. Man hat es hier also mit einer Polydermlamelle zu tun, die nur in dem einen Punkte von einer normalen abweicht, daß die Endodermis nicht in der zweitinnersten, sondern drittinnersten Zellschicht gebildet wird. Die Caspary'schen Streifen sind auffallend wenig oder nicht gewellt, wodurch die Radialwände der Endodermzellen glatt erscheinen, was bereits Prodinger (1910, pag. 8) in bezug auf den vermeintlichen Kork hervorhebt. Nach dem Tode färben sich die Endodermzellen im Gegensatz zu den Korkzellen braun, während sie sich im lebenden Zustande in der Farbe von den lebenden Korkzellen nicht unterscheiden. Lentizellen oder ähnliche Gebilde kommen nicht vor.

Auffällig ist die Art der Ablösung des toten Gewebes. Hierbei spielt offenbar Phelloid und Zwischengewebe eine große Rolle, denn man kann nach einem der Länge nach geführten Schnitt an einem kräftigen Stamm die einzelnen Korkgewebeschichten, sowie die Polydermlamellen in großen, zarten, sehr festen und elastischen Blättern mit Leichtigkeit abnehmen, was für eventuelle physiologische Untersuchungen der betreffenden Gewebeelemente gelegentlich von Wert sein kann. Die Sklerenchymringe bilden im trockenen Zustande einen ebenfalls lockeren, aber durch unzählige Längsrisse zerschlissenen und viel dickeren Mantel.

Die Wurzel dieser Pflanze zeigt niemals Periderm, sondern normale Polydermbildung mit jeweils drei lebenden, bis auf die innerste völlig geschlossenen Endodermen. Die toten Teile lassen Suberinverminderung erkennen.

Unterschiede zwischen Periderm und Polyderm.

Im Laufe der Arbeit ist der tief einschneidende Unterschied zwischen Periderm und Polyderm eigentlich genugsam zum Ausdruck gekommen. Doch wird es vielleicht nicht unangebracht sein, zum Schlusse wenigstens die wichtigsten Differenzen, die zwischen diesen physiologischen Scheiden bestehen, kurz zusammen zu fassen:

Das Periderm entsteht bei vollkommener Ausbildung durch zweiseitige Wirksamkeit des Cambiums, das Polyderm dagegen stets nur durch einseitige, daher bei letzterem kein dem Phelloderm analoges Gewebe zur Ausbildung gelangt. — Die Initialschicht des Polyderms arbeitet rhythmisch in bestimmten Intervallen, zwischen denen sie sich jedesmal parenchymatisch entwickelt. Das Phellogen bleibt jedoch stets meristematisch und setzt seine Tätigkeit regelmäßig fort. Das Rosoideenpolyderm weist eine Teilungsfolge auf, die beim Periderm nie vorkommt. — Der Kork ist nach seiner vollendeten Entwicklung und seiner Hauptmasse nach totes Gewebe, das einen außerordentlich festen Zusammenhalt und große Elastizität und Dehnbarkeit besitzt. Das Polyderm hingegen ist stets lebendiges und lebhaft wachsendes Gewebe. Im Gegenteil werden hier sogar die abgestorbenen Gewebeelemente und das Suberin der toten Zellen nach Kräften beseitigt, damit das Polyderm freiliegt. Das abgestorbene Gewebe hat keine erhebliche Dehnungsfähigkeit und es zerfällt und zerreißt sehr leicht. — Die suberinführenden Zellen sind im Polyderm im Gegensatz zu den Korkzellen typische Endodermzellen mit allen ihren Eigentümlichkeiten. Die Polydermzellen besitzen also normal ausgebildete Protoplasten, während der Inhalt der Korkzellen sich aus Luft, toten Plasmaresten und eventuell Exkreten zusammensetzt. — Das Korkgewebe ist ein für Wasser und darin gelöste Stoffe abschließendes Gewebe, während das Polyderm diese durchzulassen vermag. — Das Abstoßen der abgestorbenen Polydermlamellen erfolgt im Gegensatz zum Kork bis annähernd auf die lebende Außenfläche. — Das Polyderm bildet sich stets an der Außengrenze des Zylinders und bei wiederholter Polydermbildung tief im Zylinder. Das Periderm kommt an diesen Stellen, wenigstens in der Achse, nur äußerst selten vor. Vielmehr liegt es zumeist in höheren oder tieferen Schichten der Außenrinde. In Wurzeln ist die Lage des Periderms die gleiche wie die des Polyderms. Das Polyderm steht mit der Wurzel- und Zylinderendodermis in engster verwandtschaftlicher Beziehung, während das Periderm mit diesen Geweben nichts gemein hat.

Literaturverzeichnis.

Alten, H. v. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wurzeln nebst Bemerkungen über Wurzelhüllen, Heterorhitzie, Lenticellen; Diss. Göttingen 1908.

— Wurzelstudien; Bot. Ztg. 1909. I. Abt., pag. 175.

Amberg, O. Über Korkbildung im Inneren der Blütenstiele von Nuphar luteum. Vierteljahrsschr. nat. Ges. Zürich 1902. Jahrg. 46, pag. 326—330.

Ambronn. Über das optische Verhalten der Kutikula und der verkorkten Membran. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. VI; 1888, pag. 226.

Appel, O. Wundverschluß bei den Kartoffeln. Berlin, Ber. d. deutsch. bot. Ges. 24, 1906.

Bachmann, E. Über Korkwucherungen auf Blättern. Pringsheims Jahrb. für wiss. Bot. Bd. XII, 1880; pag. 191—236.

Bäsecke, P. I. Beiträge zur Kenntnis der physiologischen Scheiden der Achsen und Wedel der Filicinen, sowie über den Ersatz des Korkes bei dieser Pflanzengruppe. Diss. Marburg. Bot. Ztng., Jahrg. LXVI, Heft 2—4, 1908.

— II. Bau der Endodermis der Wurzel und der Endodermscheide der Achse bei Viola tricolor. Unveröffentlicht; in den Händen von Herrn Prof. Art. Meyer.

De Bary. Vergleichende Anatomie. 1877, pag. 114—121, 560—575.

Boehm, I. Über das Verhalten von vegetabilischen Geweben und von Stärke und Kohle zu Gasen. Bot. Ztg. 1883, pag. 521 ff.

— Über die Respiration der Kartoffel. Bot. Ztg. 1887, pag. 687.

Bouygues, M. I. Sur la polystélie partielle du pétiole de Sanguisorba canadensis. Act. de la Soc. Linn. de Bordeaux 1900. Série 60, t. V, pag. CXLVII.

— II. Note sur le périderme de la tige aérienne de quelques Potériées ligneuses. Act. de la Soc. Linn. de Bordeaux, S. VI, t. V, 1900, pag. XCVI—C.

— III. Note sur l'anatomie comparée de la tige et du pétiole des Rubées et des Rosées. Act. de la Soc. Linn. de Bordeaux, S. VI, t. V, 1900, pag. XXXII—XL.

— IV. Sur la polystélie du pétiole du genre Alchemilla. Act. de la Soc. Linn. de Bordeaux 1900, S. 60, t. V, pag LVIII.

Brandza, G. Recherches anatomiques sur la germination des Hypéricacées et des Guttifères. Ann. Sc. nat. 9. Sér. Bot. VIII. 4/6, pag. 221—300; 1908.

Bräutigam. Beiträge zur anatomischen Charakteristik der Rosaceenbastarde. Diss. Dresden 1897.

— I. Über das Vorkommen von Vanillin im Kork. Pharm. Zentralhalle 1898. XXXIX, pag. 722.

— II. Über das Vorkommen von Vanillin im Kork. Pharm. Zentralhalle 1898, XXXIX, No. 38.

Brefeld, E. Über Vernarbung und Blattfall. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XII, 1880, pag. 133.

Burgerstein. Transpiration der Pflanzen. Jena 1904.

Büttner, W. Über das Vorkommen von Vanillin im Kork. Parm. Zentralhalle XXXIX, 1898, No. 38.

Chevreul. Annales de chimie XCVI, pag. 141.

Claussen, P. Über die Durchlässigkeit der Tracheidenwände für atmosphärische Luft. Flora 1901, Bd. 88, pag. 422.

Constatin, J. Étude comparée des tiges aériennes et des tiges souterraines de Dicotylédones. Annales des sciences nat Bot. S. 6, XVI, 1883.

Damm, O. Über den Bau, die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften mehrjähriger Epidermen bei den Dikotyledonen. Bot. Zentralblatt, Beiheft XI, 1901, pag. 219.

Douliot, H. I. Note sur la formation du périderme. Journ. de Bot. 1888, pag. 158—160.

— II. Influence de la lumière sur le développement du liège. Journ. de Bot. 1889, pag. 121—124.

— III. Recherches sur le périderme. Ann. des sciences nat. Bot. S. VII, t. X, 1889, pag. 325—395.

Dumont, A. Recherches sur l'anatomie comparée des Malvacées, Bombacées, Tiliacées Sterculiacées. Ann. d. sienc. nat. Bot. S. 7, t. VI, 1887.

Eberlein. Beiträge zur anatomischen Charakteristik der Lythraceen. Diss. Erlangen, 1904.

Eder, K. Untersuchungen über die Ausscheidungen von Wasserdampf bei den Pflanzen. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. d. Wissenschaft. Bd. LXXII, Abt. I, 1875.

Falci, R. Periderma nelle Monocotiledoni. Rendiconti del Congresso botanico nationale tenutosi a Palermo nel maggio 1902, Palermo 1903.

— Contributo alla conoscenza del periderma nelle Monocotiledoni. Contrib. alla Biolog. Veget. Palermo. Vol. III, pag. 217—234. 1904.

Floresta, P. Ricerche sul Periderma delle Palme. Rendiconti del Congresso botanico nazionale tenutosi a Palermo nel maggio 1902. Palermo, 1903, pag. 174—176.

Flückiger. Pharmacognosie des Pflanzenreiches. 3. Aufl. Berl. 1891.

— Über das Suberin und die Zellen des Korkes. Archiv der Pharmacie. Bd. CCXXVIII, pag. 690—700. 1892.

Frank. Die Krankheiten der Pflanzen. 2. Aufl. II. Abschnitt: Von den Wunden. pag. 24 ff. 1895.

Fritsch, K. Anatomisch-systematische Studien über die Gattung Rubus. Sitzungsber. der kaiserl. Akad. d. Wissenschaft. Wien. Math. nat. Kl. Bd. 95. 1887.

Gard. I. Sur l'origine normale du premier périderme chez les Vitis. Act. Soc. Linn. Bordeaux, Vol. 56, pag. X—XIII.

— II. Caractères nouveaux du liège des Vitis. Act. soc. Linn. Bordeaux, Vol. 56, pag. CXXVII, 1901.

Gatin. Formations péridermiques dans le pétiole du cotylédon de quelques Palmiers. Bull. Soc. Bot. Fr. LIV, pag. 206-212, 1907.

Geneau de Lamarlière, L. Sur les membranes cutinisées des plantes aquatiques. Rev. géner. de Bot. XVIII, pag. 289—293, 1906.

Gerber, A. Die jährliche Korkproduktion im Oberflächenperiderm. Diss. Halle; 1883. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. IV, 4. Folge. Heft 5, pag. 451—488.

Gerneck, R. Verkorkungserscheinungen im Marke der Vitisarten. Geisenheim, Ber. der Lehranstalt für Obstbau 1905.

Gilson, E. La Subérine et les cellules du liège. La Cellule. Herausg. von Carnoy. t. VI, 1890, p. 63—114.

Grosse, F. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Onagraceen, einschließlich besonderer Berücksichtigung der Entwickelung und des anatomischen Baues der Vegetationsorgane von Trapa natans. Diss. Erlangen. Dresden, 1899.

Grosser. Die schlesische Inundationsflora, eine pflanzengeographische Studie. Diss. Breslau 1898 (pag. 32/33).

Günther, W. Beiträge zur Anatomie der Myrtifloren mit besonderer Berücksichtigung der Lythraceae. Diss. Breslau 1905

Haberlandt, G. Über die Nachweisung der Cellulose im Korkgewebe. Österr. Bot. Zeitschr. 1874, No. 8.

— Die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe. Schenk. Handb. der Botanik. Bd. II. Breslau 1882., pag. 557—693.

— Physiologische Pflanzenanatomie, 1909.

Hannig. Vorkommen von Pseudophelloid an den fleischigen Stipeln der Marattiaceen. Bot. Ztg. I. Abt., 1898.

Hanstein. Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Baumrinde, 1853.

Hartwich. Eigentümliche Bildung von Wundkork in der Wurzel von Althaea officinalis. Schweiz. Wochenschr. Chem. u. Pharm. XLIV, 10, pag. 137—139. 1906.

Heiden, H. Anatomische Charakteristik der Combretaceen. Bot. Zentralblatt, 1893, Bd. LV, pag. 353 ff. Bd. LVI, pag. 1 ff.

Herse, F. Beiträge zur Kenntnis der histologischen Erscheinung bei der Veredelung der Obstbäume. Landw. Jahrb. 1908, pag. 71.

Höhnel, Fr. v. Über Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. Sitzungsber. der Wiener Akd. d. Wiss. Bd. 76, Abt. 1, 1877.

— Beiträge zur Pflanzenanatomie und Physiologie. No. III, Über hystero-lysigene Harzräume in echtem Korkgewebe. Bot. Ztg. 1882, Jahrg. 40, pag. 161.

Holle, G. Beiträge zur Anatomie der Saxifragaceen und deren systematische Verwertung. Bot. Zentralbl. 1893, Bd. LIII, No. 1.

Holtermann. Beiträge zur Anatomie der Combretaceen. Bonn 1893.

Jost. Die Zerklüftung einiger Rhizome und Wurzeln. Bot. Ztg. 1890, No. 28.

Kexel, H. Anatomie der Laubblätter und Stengel der Hypericaceen und Ceratoxyleen usw. Erlangen 1896.

Klebahn, H. Die Rindenporen. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. 1884, Bd. 17, pag. 537.

Kny, L. Über die Bildung des Wundperiderms. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. VII, 1889, Heft 4, pag. 154.

Köppen, M. Verhalten der Rinde unserer Laubbäume. Nova acta Acad. Leop. Bd. 53, 1889, pag. 480.

Krieg, A. Kenntnis der Kallus- und Wundholzbildung geringelter Zweige und deren histologischen Veränderungen. Diss. Würzburg, 1908.

Krömer, K. Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. Bibl. botanica, 1903, Heft 59.

Kügler, K. Über das Suberin. Diss. Straßburg, 1884.

— Über den Kork von Quercus suber. Arch. der Pharmacie, III. Reihe, 22. Bd. 6. Heft, pag. 215.

Kuhla, J. Untersuchungen über Entstehung und Verbreitung des Phelloderms. Bot. Zentralblatt Bd. 71, 1897.

Küster, E. Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.

Lagerheim, G. Några nya korkreagens. Separatabdruck aus Svensk Farmaceutisk Tidskrift No. 20, pag. 3 ff., 1902.

Leisering. Über die Korkbildung bei den Chenopodiaceen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. XVII, pag. 243, 1899.

Leist, K. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Saxifrageen. Bot. Zentralblatt. 1890, Bd. XLIII.

Lietzmann. Über die Permeabilität vegetabilischer Zellmembranen in bezug auf atmosphärische Luft. Flora 1887. Jahrg. 70, pag. 339.

Lindinger. Korkhäute an morphologischen und physiologischen Blättern. Beih. botan. Zentralblatt, XXII, Heft I, pag. 160, 1907.

Liquier, O. Recherche sur l'anatomie comparée des Calycanthacées, des Mélastomacées et des Myrtacées. Paris, Oktave Doin, éditeur, 1887.
— Sur la décortication des tiges de Calycanthées, de Mélastomacées et de Myrtacées. Bulletin de la Société Botanique de France. t. XXXVII, 1890, pag. 12—17.
Mager, H. Beiträge zur Anatomie der physiologischen Scheiden der Pteridophyten. Bibl. botanica, 1907.
Maheu, J. et Combes R. Sur quelques formations subérophellodermiques anormales. Bull. Soc. Bot. de Fr. LIV, pag. 429 bis 442, 1907.
Martins. Racines aerifières etc. du genre Jussiaea. Mém. Acad. sc. de Montpellier 1866.
Massart, J. La cicatrisation chez les végétaux. 1898.
Mäule, C. Der Faserverlauf im Wundholz. Eine anatomische Untersuchung. Bibl. bot. Heft 33, 1896.
Meyer, Arthur. I. Über Smilax china und über die Sarsaparillwurzel. Arch. der Pharmacie 1881, pag. 272.
— II. Über Aconitum napellus L. und seine wichtigsten nächsten Verwandten. Arch. der Pharmacie, 1881, Bd. XIX, pag. 171 und 241.
— Über Veratrum album und Veratrum nigrum. Arch. d. Pharm. 1882, Bd. 20, pag. 81.
— Über Gentiana lutea und ihre nächsten Verwandten. Arch. d. Pharm. 1883, Bd. XXI, pag. 488.
— Drogenkunde. Berlin 1891 und 1892.
— Kleines mikroskopisches Praktikum. 1907.
Meyer, Arthur und Schmidt, E. Über die gegenseitige Beeinflussung der Symbionten heteroplastischer Transplantationen, mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung der Alkaloide durch die Pfropfstellen. Flora Bd. C, No. 1, 1910, pag. 317.
Mikosch, Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Knospendecken dikotyler Holzgewächse. Sitzungsber. der Wiener Akad. d. Wiss. LXXIII, I. Abt. 1876.
Mohl, H. v. Untersuchungen über die Entwickelung des Korkes und der Borke auf der Rinde der baumartigen Dikotylen. Vermischte Schriften bot. Inhalts, 1845, pag. 222.
Molisch, H. Collenchymatische Korke. Ber. d. d. bot. Gesellsch. Bd. VII, 1889, pag. 364.
Möller, J. Anatomie der Baumrinden. Berlin 1882.
Morot, L. Note sur le liège des feuilles. Journ. d. Bot. t. III, 1889, pag. 407.
Müller, J. C. Untersuchungen über die Diffusion atmosphärischer Gase in der Pflanze usw. Teil II, Pringsheims Jahrb Bd. VII, 1869—70, pag. 145.
Müller, H. Über die Metakutisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen der Monocotyledonen. Botanische Zeitung Abt. I, Jahrg. 64, 1906, pag. 53.
Mylius, G. Das Polyderm. Ber. deutsch. Bot. Ges. 1912, Bd. XXX, 7.
Nägeli, C. Über die Verdunstung an der, durch Korksubstanz geschützten Oberfläche von lebenden und toten Pflanzenteilen. Bot. Mitteilungen Bd. I, 1863, pag. 28 ff.
Olufsen, L. Untersuchungen über Wundperidermbildung an Kartoffelknollen. Bot. Zentralbl. Beih. 15, 1903.
Petersen, G. Om Korkdannelsen i uteargtige Staengler. Botanisk Tidsskrift 1874
Pfeffer. Pflanzenphysiologie. Leipzig 1897.
Plaut, M. I. Die physiologischen Scheiden der Gymnospermen, Equisetaceen und Bryophyten. Dissertation Marburg 1909.
— II. Epiblem, Hypodermis und Endodermis der Zuckerrübe. Mitteilg. d. Kaiser-Wilh.-Instituts f. Landw. Bromberg, 1910. Bd. III, Heft 2, pag. 63.
— III. Über die Veränderungen des anatomischen Baues der Wurzel während des Winters. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1910, Bd. 28, pag. 143.
Poulsen, P. Om korkdannelse paa Blade. Kjobenhavn, 1875.
Prodinger, M. Das Periderm der Rosaceen in systematischer Beziehung. Denkschrift der Akademie Wien, 1910.
Protits, G. Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Vegetationsorgane der Kerrieen, Spiraeen und Potentilleen. Sitz.-Ber. d. Kaiserl. Akademie der Wiss. Bd. 100, Heft 4, 1891.
Raciborski. Ein Inhaltsstoff des Leptom. Bericht der deutsch. bot. Ges. 1898, Bd. 16, pag. 52.
Renthy. Hygienische Rundschau 1903, pag. 128.
Rimbach, A. Über die Ursache der Zellhautwellung in der Endodermis der Wurzel. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. XI, 1893, pag. 94.
Roß, H. Beiträge zur Entwickelung des Korkes an den Stengeln blattarmer oder blattloser Pflanzen. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. IV, Heft 8, pag. 362—369. 1886.
— Beiträge zur Kenntnis des Assimilationsgewebes und der Korkentwickelung armlaubiger Pflanzen. Diss. Freiburg 1887.
— Contributioni alla conoscenza del periderma. Malpighia Vol. III, pag. 513—530; Vol. IV, pag. 83—123. 1890.
Rothert, W. Differenzen im primären Bau der Stengel und Rhizome krautiger Phanerogamen nebst einigen Betrachtungen histologischen Inhalts. Dorpat 1885.
Rufz de Lavison. Du mode de pénétration de quelques sels dans la plante vivante. Révue générale de Bot. 1910, pag. 225-241.
— Recherches sur la pénétration des sels dans le protoplasme et sur la nature de leur action toxique. Ann. sc. nat. Bot. 1911, Bd. 13, pag. 97—192.
Ruhland, W. Beiträge zur Kenntnis der Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot. 1909, Bd. 46, pag. 1.

Rumpf, Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Farnwurzel. Bibl. bot. Heft LXII, 1904.
Rouge, Sur le développement du liège des ormes. Soc. bot. de Genève C. R. 276. séance, 9 V. 1904. Bul. Herb. Boissier 2. série, IV, No. 6, pag. 608, 1904.
Sanio, C. Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung des Korkes. Jahrb. wiss. Bot. Bd. II, pag. 39 ff., 1860.
Schenck, H. Über das Aerenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 20, 1889.
Schmidt, M. v. Zur Kenntnis der Korksubstanz. Monatsh. f. Chemie Bd. XXXI, Heft V, 1910, pag. 347—355.
Schnee, F. Über den Lebenszustand allseitig verkorkter Zellen. Diss. Leipzig 1907.
Schoute, C. Über Zellteilungsvorgänge im Cambium. Verhandelingen der koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, 2. S. Deel IX, No. 4, 1902.
— Die Stelär-Theorie. Diss. Groningen 1902, erschienen bei Gust. Fischer, Jena, 1903.
Schwendener. Die Schutzscheiden und ihre Verstärkung. Separatabdruck aus Abh. d. Akademie der Wiss. zu Berlin, 1882.
Scott und Wagner. On the floating Roots of Sesbania aculeata Pers. Annals of Botany. No. I, 1888.
Solereder. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1889.
Sorauer. Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 2. Aufl. 1890.
Staby, L. Verschluß der Blattnarben. Diss. Berlin, 1885.
Steinbrinck, C. I. Über die Grenzen des Schrumpfelns. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. XVIII, 1900, pag. 386.
— II. Ist die Luftdurchlässigkeit einer Zellmembran ein Hindernis für ihre Schrumpfelung. Ber. d. deutschen Bot. Ges. 1900, Bd. XVIII, Heft 6.
Thoms. Über die chemischen Bestandteile des Korkes. Pharm. Zentralhalle. XXXIX, 1898, No. 38.
Tieghem, van. Un nouvel exemple de tissu plissé. Journ. d. Bot. Jahrg. 5, pag. 165, 1890.
— Traité de Botanique. Paris 1891. I, pag. 606.
Tittmann. Beobachtungen über Bildung und Regeneration des Periderms usw. Jahrb. f. wiss. Botanik 1897, Bd. 30, pag. 116.
Tubeuf, C. Über Lenticellenwucherungen (Aerenchym) an Holzgewächsen. Forstlich naturw. Zeitschr. 1898, pag. 405—414.
Vesque. Mémoire sur l'anatomie comparée de l'écorce. Annales d. sciences nat. Bot. série 6, II, 1875.
Vöchting, Über Transplantationen am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.
Voss, W. Über Verkorkungserscheinungen an Querwunden bei Vitis-Arten. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1904. Bd. XXII, pag. 560—563. 1905.
De Vries. Studien over zuigwortels. Maandblad voor Natuurwetensch. Bd. XIII, pag. 53—68, 1886.
Weill, G. Recherches histologiques sur la famille des Hypéricacées. Trav. Lab. Méd. Ecole sup. Pharmac. Paris 1. an. 1902—03.
Weiß, A. Über Korkbildung. Sitzungsber. des botan. Vereins München vom 11. März 1885.
— Über Lenticellen und verwandte Durchlüftungseinrichtungen bei Monokotyledonen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. XV, 1897, pag. 303—320.
Weiß, J. C. Beitrag zur Kenntnis der Korkbildung. Denkschriften der kgl. bayr. bot. Ges. zu Regensburg. Bd. 6, 1890.
Wieler. Die Funktion der Pneumatoden und des Aerenchyms. Pringsh. Jahrb. für wissensch. Bot. Bd. XXXII, pag. 503—524.
Wiesner. Die Rohstoffe des Pflanzenreiches. Leipzig, Engelmann 1873.
Wiesner und Pacher. Über die Transpiration entlaubter Zweige und des Stammes der Roßkastanie. Österr. Bot. Ztg. 1875. XXV, pag. 145.
Wiesner. Versuch über den Ausgleich des Gasdruckes in den Geweben der Pflanzen. Sitz.-Ber. der Wien. Akad. Bd. 79, 1879.
— Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitz.-Ber. der Wiener Akad. d. Wissensch. 1886, CIII, pag. 17 ff.
Wiesner und Molisch. Untersuchungen über die Gasbewegungen in der Pflanze. Sitzungsber. d. kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. XCVIII, 1889, pag. 670—713.
Wiesner. Über das Saftperiderm. Österreich. bot. Zeitschr. 1890, pag. 107—111.
Wisselingh, C. van. Sur la paroi des cellules subéreuses. Arch. néerland. des sciences exactes et naturelles. T. 22, 1888, pag. 253.
— Sur la lamelle subéreuse et la subérine. Arch. Néerlandaise. 1893, T. XXVI, pag. 305—353.
Witte, H. Über das Vorkommen eines aerenchymatischen Gewebes bei Lysimachia vulgaris L. Botaniska Studier tillägnade F. R. Kjellmann, Upsala 1906. pag. 265—274.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Coffea arabica. Φ-zellenartige Verdickung der Radialwand in den Korkzellen der Wurzel. Querschnitt. K Korkzellen. Ph dazu gehöriges Phelloid. Ph' Phelloid des nächstäußeren Periderms. a Verdickung. b Mittellamelle. c Suberinlamelle. d Tertiärlamellen. e von der Verdickung abgerollte Suberinlamelle.

Fig. 2. Coffea arabica. Tangentialschnitt durch die Verdickung in einer Korkzelle der Wurzel.

Fig. 3. Coffea arabica. Querschnitt durch die Wurzelperiderme. Ablösung eines Periderms vom nächstinneren. K Kork des inneren Periderms. Ph Phelloderm des äußeren Periderms. a der Zapfen zwischen den Suberinlamellen. b freigelegte Suberinlamelle. c Herausgerissener Zapfen. d zurückgebliebene Backen der Verdickung.

Fig. 4. Rogiera speciosa. Querschnitt durch das sich entwickelnde Achsenperiderm. C Collenchym der Rinde. a Initialzelle. b Phellogenzelle. c meristematische Korkzelle. d sich entwickelnde Verdickung in der primären Korkzelle. e sekundäre Korkzelle.

Fig. 5. Alchemilla vulgaris. Längsschnitt durch die unterirdische Achse in 5 mm Spitzenabstand. C Cylinder. R Außenrinde. J Initialschicht. M Meristem der Cylinderendodermis.

Fig. 6. Comarum palustre. Querschnitt durch die Wurzel. E Wurzelendodermis. P Polyderm. a gegabelte Stützwand. b Stützwände mit Suberineinlagerung.

Fig. 10. Comarum palustre. Querschnitt durch das Rhizom. E Cylinderendodermis. M Polydermmeristem. C Caspary'scher Streifen. J Interzellularen. a Initialschicht. b, c Zwischengewebe, d primäre Polydermendodermis.

Fig. 11. Oenothera biennis. Einjährige Pflanze. Längsschnitt durch die Grenzregion zwischen Wurzel und oberirdischer Achse. W Wurzelendodermis. R Außenrinde. P Polyderm. D Durchlaßzellen in konkaver Form.

Fig. 12. Comarum palustre. Längsschnitt durch das Rhizom. E Cylinderendodermis. S Stärkeablagerung. R Außenrinde. C Centralcylinder. a Caspary'scher Streifen. b innerste Schicht der Außenrinde. c äußerste Schicht des Cylinders.

Fig. 13. Comarum palustre. Querschnitt durch das Polyderm des Rhizoms. A totes Polydermgewebe. B stärkefreie, äußerste, lebende Polydermschichten, die sich zum Absterben vorbereiten. C stärkehaltiges Polydermgewebe. E tote Endodermis mit Suberinverminderung. E^1, E^2, E^3 Polydermendodermen. Z^1, Z^2, Z^3 dazu gehörige Zwischengewebe. J Initialschicht. a radialgeteilte Initialzelle.

Tafel II.

Fig. 7. Rubus Idaeus. Querschnitt durch eine Cylinderendodermzelle mit durchlöcherter und faltiger Suberinlamelle. a Überbrückung des Caspary'schen Streifens durch die Suberinlamelle in der Aufsicht, c im Querschnitt. b Loch in der Suberinlamelle in der Aufsicht, d im Querschnitt.

Fig. 8. Rubus reflexus. Querschnitt durch Polydermendodermzellen mit durchlöcherten Suberinlamellen. Erklärung wie bei Fig. 7.

Fig. 9. Rosa microphylla. Querschnitt durch Polydermendodermzellen mit geschlitzten Suberinlamellen. a Querschnitt der Radialwand mit Unterbrechung der Suberinlamelle. b Schlitz in der Aufsicht. c Suberinlamelle.

Fig. 14. Fragaria vesca. Querschnitt durch das Polyderm der Wurzel. a verschobene Radialwand im toten Polyderm. b Löcher in der Suberinlamelle. c Intercellularen im lebenden Zwischengewebe. d in Lösung begriffene Suberinlamelle. e Rest der Suberinlamelle über einer Stützwand. f abgestorbene Cylinderendodermis. g tote Polydermendodermis. h äußerste lebende Polydermendodermis. i Tüpfel in den Tertiärschichten einer Endodermzelle. k Intercellularen. l äußerste Zwischengewebeschicht.

Fig. 15. Potentilla alba. Querschnitt durch die Stelle des Zusammenschlusses von Cylinder- und Polydermendodermis. R Außenrinde. P Polyderm. Ze Cylinderendodermis. Pe Polydermendodermis. a zur Endodermzelle umgewandelte Zwischengewebezelle. b Fortsetzung der Polydermlamelle unter der Cylinderendodermis.

Fig. 16. Rosa microphylla. Querschnitt durch die Übergangszone zwischen Polyderm und Periderm. R Außenrinde. M metakutisierte Rindenzelle. K Kork. E^1, E^2 Polydermendodermen. Ph Phelloderm. C Cylinder.

Fig. 17. Rubus reflexus. Querschnitt durch das Polyderm der Achse. a Zellen, die aus der Polydermlamelle A ausgeschaltet sind. b Zwischengewebe der letzteren. c Zellen, die aus der Polydermlamelle B ausgeschaltet sind. d Initialschicht der letzteren. e deren Zwischengewebe. f tertiäre Stützwände.

Fig. 18. Comarum palustre. Querschnitt durch einen Wundverschluß am Rhizom. R Außenrinde. S Siebteil. T Tracheenteil. C Kallus. P Wundpolyderm. a Wundränder der Cylinder- und Polydermendodermis.

Fig. 19. Comarum palustre. Längsschnitt durch die Knospe des Rhizoms. V Vegetationspunkt. 1, 2, 3 junge Blätter.

Tafel III.

Fig. 20. Comarum palustre. Querschnitt durch einen Wundverschluß am Rhizom. a tote Zellen der Außenrinde. b metakutisierte Zellen der Außenrinde. c nach dem Wundverschluß gebildetes Polyderm.

Fig. 21. Lythrum salicaria. Tangentialschnitt durch eine Polydermendodermis des lakunösen Polyderms der Achse. D primäre Endodermzellen mit dem in der Aufsicht gesehenen radialen Balken. S ungestreckte sekundäre Endodermzelle.

Fig. 22. Lythrum salicaria. Tangentialschnitt durch das Zwischengewebe des lakunösen Polyderms der Achse. Z ungestreckte Zwischengewebezellen. B gestreckte Zwischengewebezellen mit dem radialen Balken in der Aufsicht. J Interzellularen.

Fig. 23. Melaleuca ericifolia. Querschnitt durch die Achse. a metakutisierte Rindenzellen. b metakutisierte Zwischengewebezellen. c Initialschicht. d Sklerenchym. e Polydermendodermis.

Fig. 24. Neillia amurensis. Querschnitt durch die Achse. Sc Sklerenchymring. Ph Phelloid. K Kork. P Polydermlamelle. Phg Phellogen. Phd. Phelloderm. I erste Jahresproduktion. II zweite Jahresproduktion. a Polydermendodermis. b Zwischengewebe. c innerste Schicht der Polydermlamelle.

Fig. 26. Comarum palustre. Querschnitt durch das Rhizom. P Polydermendodermis, die sich im Herbst mit den Rändern an die Cylinderendodermis angelegt hat. Z Zwischengewebe. a tertiäre Stützwände. b verholzte Zwickel.

Fig. 28. Leptospermum laevigatum. Querschnitt durch das Achsenpolyderm. a Meristemzelle. b primäre Endodermzellen. c^1, c^2, c^3 sekundäre Endodermzellen mit allmählich in Erscheinung tretender Suberinlamelle. d Polydermendodermis mit stark radialgestreckten Zellen. e Endodermzellen nach tangentialer Dehnung. f, g, g Verdoppelung der Radialreihen. h metakutisierte Zwischengewebezellen. i sklerenchymatisches Zwischengewebe. k totes Polydermgewebe.

Tafel IV.

Fig. 25. Comarum palustre. Querschnitt durch das Rhizom. P Polydermendodermis, die sich im Herbst mit ihren Rändern an die Cylinderendodermis legte. J bereits radial gestreckte Initialzellen, die vor der Teilung von der Winterruhe überrascht wurden. D Durchlaßzellen mit konkavem Querschnitt.

Fig. 27. Comarum palustre. Schema des Zusammenschlusses von Wurzel- und Achsenpolyderm. Querschnitt. B I und B II Nebenwurzeln. A Rhizom. a Interkutis. b Wurzelendodermis. c^1, c^2 Polydermendodermen der Wurzel. d Cylinderendodermis. e^1, e^2, e^3 Polydermendodermen des Rhizoms. f nach außen gedrückte Endodermenränder.

Fig. 29. Lythrum salicaria. Querschnitt durch das lakunöse Polyderm der Achse. a Polydermmeristem. b unverändertes Zwischengewebe. c isodiametrische Zwischengewebezellen. d radialgestreckte Zwischengewebezellen. e vertikalstehender Fuß einer Zwischengewebezelle in der Aufsicht. f radialer Balken derselben Zelle. g radialgestreckte, primäre Endodermzelle. h Caspary'scher Streifen. i sekundäre Endodermzellen. k Polydermendodermis.

Fig. 30. Comarum palustre. Schema des Endodermenverlaufs in einem dreijährigen Rhizomzweig. Längsschnitt. A Grenze zwischen einjährigem und zweijährigem Rhizomteil. B Grenze zwischen zweijährigem und dreijährigem Rhizomteil. C Vegetationspunkt. D Basis des Rhizomzweiges. Z Cylinderendodermis. R Außenrinde. I laufender Jahrgang. II voriger Jahrgang. III vorvoriger Jahrgang. 1—6 Polydermendodermen. a der Punkt, an dem die Cylinderendodermis abstirbt. b, c abgeplatzte tote Endodermen. d Polydermendodermis, die ihre Differenzierung aufgegeben und sich an die Cylinderendodermis mit ihren Rändern angelegt hat. e junge Polydermendodermis, die sich an eine unter d beschriebene ansetzt. f basal sich differenzierende Polydermendodermis. g nach allen Seiten sich ausbreitende Endoderminseln. h Endoderminseln, die in ihrer Ausbreitung von der kalten Jahreszeit überrascht wurden und sich mit ihren Rändern an die vorherige Polydermendodermis anlegten. i dem Spitzenwachstum folgende Polydermendodermis. k wie f. l wie i. m der Punkt, an dem die Außenrinde abstirbt.

Fig. 31 a, b und c. Schemata der Rosoideenteilungsfolge. Sie stellen das Auftreten der Teilwände und der Endodermis im Längsschnitt der Polydermlamelle dar. Z Cylinder. J Initialschicht. E Polydermendodermis. z Grenze zwischen Cylinder und Außenrinde resp. Wurzel- oder Cylinderendodermis. 1—4 Teilwände in der Reihenfolge ihres Auftretens.

Fig. 32. Schema der zentripetalen Teilungsfolge. Weitere Erklärung siehe unter Fig. 31.

Fig. 33. Schema der Teilungsfolge beim Polyderm von Spiraea Ulmaria. Weitere Erklärung siehe unter Fig. 31.

Verzeichnis der Pflanzennamen.

Abies canadensis 8, 17.
— pectinata 7, 10, 14.
Acacia 19.
Acer 15.
Acer campestre 4, 7, 10, 14.
Acisanthera variabilis 98.
Aconitum napellus 30, 31.
Adenaria 101.
Aeschynanthus splendens 2, 29.
Aesculus 20, 29.
Aesculus hippocastanum 22.
Agrimonia eupatoria 40, 41, 42, 43, 46, 47, 48, 61, 65, 66, 70, 71, 78, 79, 81, 85, 86, 99.
Alchemilla vulgaris 39, 40, 41, 43, 45, 47, 49, 59, 62, 64, 65, 68, 69, 71, 72, 78, 79, 82, 84, 85, 86, 88, 89, 99.
Aloe plicatilis 8.
Amelanchier vulgaris 7, 13.
Androsaemum officinale 100.
— parviflorum 100.
Aristolochia cymbifera 2.
Aroideae 28.

Betula 4, 7, 9, 21, 22.
Betula alba 30.
Buxus 9.

Calla palustris 39.
Callistemon semperflorens 39, 40, 41, 43, 46, 66, 67, 70, 71, 72, 73, 76, 78, 79, 81, 82, 86, 88, 90, 91, 101.
— lanceolatum 82.
Calothamnus gibbosus 101.
— lateralis 101.
— quadrifidus 101.
Camellia 7, 19.
Camellia axillaris 2.
Carex hirta 49.
Cariniana brasiliensis 101.
Carpinus 2.
Casuarina torulosa 19.
Centradenia rosea 101.
Cercocarpeae 100.
Chrysobalanoideae 100.
Circaea mollis 101.
Cliffortia 100.
Coffea arabica 7, 14, 31, 41.
Coluria 99.
Comarum palustre 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 56, 58, 59, 60, 62, 64, 65, 67, 68, 69, 71, 72, 73, 74, 76, 78, 79, 82, 84, 85, 86, 89, 92, 94, 97, 99.
Convallaria majalis 50.
Cordyline 49, 50.
Cordyline rubra 3.
Corydalis nobilis 30.
Cotoneaster claxiflora 13.
Cowania 99.
Cratoxyleae 100.
Cratoxylon coccineum 100.
Crenea 101.
Crocosmia aurea 49.
Croton eluteria 7.
Cuphea aperta 98, 100.
— balsamona 98, 100.
— ingrata 98, 100.
— lanceolata 39, 41, 48, 61, 65, 71, 73, 78, 79, 81, 84, 85, 86, 100.
Cydonia vulgaris 4.
Cyperaceae 42, 49.
Cytisus laburnum 4.

Desmanthus natans 17, 20, 41, 42, 98.
Desodon verticillatus 101.
Diplusodon 100.
Dracaena 50.
Drimys glauca 19.
Dryadinae 99.
Dryas 99.

Elodea canadensis 39.
Epilobium alsinifolium 101.
— hirsutum 40, 41, 61, 65, 66, 71, 72, 77, 78, 85, 86, 98, 101.
— montanum 101.
— palustre 98, 101.
— roseum 98, 101.
Equisetaceae 39, 50.
Escallonia illinata 102.

Escallonia pulverulenta 102.
— rubra 3, 40, 43, 48, 49, 77, 102.
Escallonieae 102.
Eucalyptus globulus 29, 101.
Eugenia Ugni 35, 61, 65, 66, 72, 76, 82, 86, 101.
Euspiraea 100.
Evonymus europaeus 8.
Exochorda Alberti 20, 100.
— grandiflora 100.

Fagus silvatica 2, 4, 11, 16.
Fallugia 99.
Ficus stipulata 2.
Filicales 28, 36, 39, 49.
Fragaria vesca 39, 40, 41, 43, 45, 48, 59, 61, 64, 65, 66, 67, 69, 72, 78, 83, 84, 85, 86, 99.
Fritillaria imperialis 22.
Fuchsia coccinea 39, 41, 61, 64, 65, 66, 71, 73, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 83, 84, 85, 86, 94, 101.
Funkia Sieboldiana 29.

Galium verum 103.
Gentiana cruciata 31.
— lutea 31.
Geranium rotundifolium 39.
Geum 99.
Ginoria 100.
Gramineae 42, 49, 50.
Greyia Sutherlandii 15.
Gustavia augusta 101.

Hagenia 99.
Hakea florida 11.
— suaveolens 14.
Halorrhagidaceae 101.
Heimia 101.
Helianthus annuus 22, 45.
Holodiscus 100.
Hoya carnosa 8.
Hydrangea hortensis 15.
— scandens 102.
Hydrangeae 102.
Hypericeae 100.
Hypericoideae 95, 100.
Hypericum calycinum 100.
— brasiliense 97, 100.
— quadrangulum 39, 40, 43, 44, 65, 66, 70, 71, 73, 78, 79, 80, 81, 84, 85, 86, 90, 97, 100.

Jasminum 29.
Ilex 29.
Ilex aquifolium 16, 29.
Iris 50.
Iris florentina 50.
— germanica 15, 39, 50.
— pallida 39.
Isoetes 36.
Juncus 42.
Jussiaea 101.

Kerrieae 100.

Lagerstroemia 100.
Lawsonia inermis 101.
Lecythidaceae 101.
Lecythopsis rufescens 101.
Leptodermis lanceolata 14, 103.
Leptospermum laevigatum 35, 39, 41, 49, 61, 62, 65, 66, 67, 72, 73, 76, 77, 78, 79, 81, 82, 85, 86, 101.
Lonicera caprifolium 10, 11.
— perlucens 10.
— xylosteum 10.
Lopezia racemosa 101.
Lotus corniculatus 19.
Lythraceae 95, 100.
Lythrum salicaria 39, 40, 43, 61, 63, 65, 66, 67, 70, 71, 72, 73, 78, 79, 80, 81, 82, 84, 86, 88, 95, 100.
— virgatum 98, 100.

Marattiaceae 28.
Melaleuca ericifolia 35, 39, 61, 63, 65, 66, 67, 69, 72, 74, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 83, 86, 88, 91, 101.
— stypheloides 55.
Melastomaceae 95, 98, 101.
Menispermum canadense 29.
Mespilus germanica 7, 10.
Mimosa cinerea 17, 99.
Monochaetum hirtum 40, 43, 61, 65, 66, 70, 71, 72, 73, 77, 78, 79, 81, 82, 83, 85, 86, 94, 101.
Monstera 29.
Myrmecodia echinata 103.
Myroxylon pereirae 19.
Myrtaceae 84, 101.
Myrtiflorae 100.
Myrtus communis 35, 39, 41, 49, 61, 67, 73, 74, 76, 78, 82, 84, 85, 86, 101.

Neillia amurensis 70, 76, 77, 78, 86, 90, 100, 105.
Neillieae 100.
Nesaea 101.
Neuradoideae 100.
Nicotiana tabacum 8.

Oenothera biennis 41, 61, 65, 66, 72, 85, 86, 91, 101.
— purpurea 39, 41, 61, 65, 66, 67, 76, 77, 78, 79, 85, 86, 88, 101.
Oenotheraceae 95, 101.
Olineaceae 101.
Osmunda regalis 39.

Palmae 50.
Passiflora limbata 8.
Pavetta gracilis 103.
— indica 103.
— madagascariensis 103.
Pemphis 101.
Penaeaceae 101.
Peplis 101.
Phaedranassa chloracea 34.
Philadelpheae 102.

Philadelphus coronarius 3, 14, 102.
— latifolius 14, 102.
Philodendron 29.
Pinus 9.
Pirus communis 13, 22.
— malus 5, 13.
Platanus 9.
Pleurophora 101.
Pomoideae 100.
Potameae 50.
Potaninia 99.
Potentilla alba 39, 40, 42, 43, 44, 48, 59, 61, 63, 65, 66, 69, 72, 73, 74, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 84, 85, 86, 87, 99.
— argentea 99.
— argyrophylla 37, 40, 65, 66, 72, 77, 78, 79, 80, 86, 99.
— fruticosa 37, 39, 40, 41, 43, 46, 47, 61, 65, 66, 67, 72, 77, 78, 79, 81, 82, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 99.
— rotundifolia 86.
Potentillinae 99.
Prunoideae 100.
Prunus avium 9, 21.
Psychotria emetica 103.
Ptelea trifoliata 9.

Quercus pedunculata 4, 16, 17.
— suber 2, 4, 7, 11, 21, 22, 24.
Quillaja saponaria 100.
Quillajeae 100.

Rhamnus frangula 8.
Ribesaceae 102.
Ribes rubrum 10.
Richardsonia pilosa 103.
Robinia pseudacacia 10, 19.
Rogiera cordata 32, 103.
— speciosa 33, 103.
Rosa microphylla 36, 39, 40, 41, 62, 65, 66, 69, 71, 72, 76, 77, 78, 79, 81, 83, 84, 85, 86, 99, 103.
— spinosissima 37, 39, 40, 41, 43, 59, 65, 66, 70, 73, 77, 78, 79, 80, 81, 84, 85, 86, 99, 104.
Roseae 9, 29, 100, 103.
Rosoideae 99.
Rubiaceae 103.
Rubia tinctorum 40, 103.
Rubinae 99.
Rubus Idaeus 37, 39, 40, 41, 46, 61, 62, 70, 71, 72, 76, 77, 78, 79, 81, 84, 85, 86, 88, 99.
— phoenicolasius 61, 81, 86, 99.
— reflexus 37, 39, 41, 61, 70, 76, 77, 78, 79, 81, 86, 89, 90, 99.
— odoratus 73.
Ruscus aculeatus 16.

Salix 4,7, 19.
Salix alba 9, 11.
— caprea 9, 11.
— fragilis 9, 11.
— rubra 9, 11.
Salviniaceae 39.
Salvinia pratensis 30, 31.
Sambucus nigra 3, 15, 22.
Sanguisorba officinalis 40, 41, 42, 43, 46, 47, 59, 63, 65, 66, 71, 72, 73, 76, 77, 81, 82, 84, 85, 86, 94, 99.
Sanguisorbeae 100.
Sarothamnus scoparius 19.
Saxifraga 11.
Saxifraga rotundifolia 49.
Saxifragaceae 102.
Saxifragoideae 102, 103.
Scorzonera hispanica 3.
Sedum 31.
Smilax excelsa 49.
— lanceaefolia 49.
Solaneae 2.
Solanum dulcamara 10.
— tuberosum 8, 21, 27, 30.
Sophora japonica 29.
Sorbus aucuparia 5, 11, 16.
Spiraea aruncus 39, 40, 43, 100.
— chamaedryfolia 49.
— confusa 49.
— crenata 49.
— hypericifolia 100.
— Ulmaria 40, 41, 46, 49, 63, 65, 71, 75, 85, 86, 99.
Spiraeoideae 100.
Staphylea primata 11.
Stephanandra Tanakae 61, 82, 86, 90, 100.
Struthiopteris germanica 36.
Symphoricarpus racemosus 10.
Syringa persica 14.
— vulgaris 14, 22.

Taxus 7, 9.
Testudinaria elephantipes 2, 7.
Thea 19.
Tilia 4, 15, 29.
Tilia alba 30.
Tradescantia virginica 39.
Trapa natans 101.
Trichomanes radicans 39.
Trifolium alpestre 19.
Triticum repens 50.

Ulmarieae 100.
Ulmus 19.
Ulmus campestris 4.
— effusa 5, 13, 16.
— suberosa 2, 4, 8, 25.
Ulva latissima 22.

Valeriana officinalis 3.
Viburnum lantana 8.
— opulus 11, 14, 30.
Viola tricolor 39, 43, 44, 48.
Viscum album 18, 29.
Vismia cayennensis 100.
Vismieae 100.

Waldsteinia 99.
Woodfordia 100.

Zingiber officinalis 29.

Inhaltsübersicht.

1. Teil. Periderm.

Seite

A. Achsen-Wurzel- und Blattperiderm 1
I. Begriffsbestimmung 1
II. Morphologie des Periderms 2
a) Kork 2
b) Phelloid 2
c) Phellogen 3
d) Phelloderm 4
III. Anatomie der Peridermzellen 4
a) Korkzellen 4
b) Phelloidzellen 8
c) Phellogenzellen 8
d) Phellodermzellen 9
IV. Entwicklungsgeschichte des Periderms 9
a) Initialzellschicht 9
b) Phellogen 9
c) Teilungsfolgen 10
d) Phelloderm 13
e) Kork 13
f) Phelloid 15
g) Abhängigkeit von äußeren Einflüssen 17
h) Kork- und Suberinlösung 17
i) Abtrennung des Korkes 18
V. Entstehungsursachen 18
VI. Topographie 19
VII. Borke 20
VIII. Porenkork 20
IX. Physiologie des Periderms 21
a) Der Kork 21
α) Verhalten des Korkes zu Wasser und Gasen 21
1. Korkgewebe 21
2. Unverkorktes und unverholztes Gewebe 22
3. Verholzte Membranen 23
4. Korkzellen 24
5. Cuticula 27
β) Physiologische Funktionen 27
b) Die junge, noch lebende Korkzelle 28
c) Phelloid 28
d) Phellogen 28
e) Phelloderm 28
X. Vorkommen des Periderms 28
B. Wundperiderm 29
C. Anhang 31

2. Teil. Wurzel-, Zylinder- und Leitbündelendodermis.

Seite

I. Einleitung . . . 34
II. Die Endodermzelle . . . 34
1. Embryonalstadium . . . 34
2. Primärstadium . . . 34
3. Sekundärstadium . . . 36
4. Tertiärstadium . . . 38
III. Die Endodermis . . . 39
IV. Entwicklungsgeschichte der Endodermis . . . 42
1. Entwicklung aus primärem Meristem . . . 42
2. Entwicklung aus sekundärem Meristem . . . 45
V. Verhältnis zwischen Stärkescheide und Endodermis . . . 47
VI. Beziehungen der Endodermis zum Absterben der Außenrinde . . . 48
VII. Physiologie der Endodermis . . . 49

3. Teil. Polyderm.

I. Zusammenfassung . . . 54
II. Historisches . . . 55
III. Einleitung . . . 56
IV. Entwicklungsgeschichte des Polyderms . . . 58
1. Achse . . . 58
a) Unterirdische Achse . . . 58
b) Oberirdische Achse . . . 60
2. Wurzel . . . 62
3. Teilungsfolgen und Polydermtypen . . . 62
4. Absterben der Außenrinde nach Ausbildung des Polyderms . . . 64
5. Absterben der Polydermlamellen . . . 66
6. Suberinlösung . . . 67
7. Lebensdauer der Polydermendodermzellen . . . 70
8. Die Zahl der jährlich gebildeten Polydermendodermen . . . 71
V. Anatomie des Polyderms . . . 72
1. Das Polydermmeristem . . . 74
2. Die Polydermendodermis . . . 74
3. Das Zwischengewebe . . . 80
4. Die Initialschicht . . . 83
VI. Das abgestorbene Polydermgewebe . . . 83
VII. Topographie . . . 84
VIII. Beziehungen und Übergänge der Polydermendodermen zu Wurzel- und Zylinderendodermis . . . 87
IX. Über die Frage des Vorkommens eines dem Phelloderm analogen Gewebes . . . 89
X. Wiederholte Bildung von Polydermen mit begrenztem Wachstum . . . 90
XI. Einwirkung äußerer Einflüsse auf Polyderm führende Pflanzen . . . 92
1. Reaktion Polyderm bildender Pflanzen auf Verletzungen . . . 92
2. Wirkung des Wassers auf das Polyderm submerser Pflanzenteile . . . 94
XII. Das Polyderm in systematischer Beziehung . . . 99
XIII. Beziehungen zwischen Polyderm und Periderm . . . 103
XIV. Unterschiede zwischen Polyderm und Periderm . . . 106
Literaturverzeichnis . . . 107
Erklärung der Tafeln . . . 111
Verzeichnis der Pflanzennamen . . . 115

Lebenslauf.

Ich, Heinrich Georg Mylius, preußischer Staatsangehörigkeit und evang. lutherischer Konfession, wurde am 29. Juli 1884 zu Freiberg i. S. als Sohn des Apothekenbesitzers Dr. phil. Ernst Mylius geboren. In Leipzig erwarb ich mir am 18. März 1901 die Berechtigung zum einjährig-freiwilligen Dienst mittelst Realgymnasialbildung, und widmete mich darauf der pharmazeutischen Laufbahn. Am 26. September 1905 bestand ich das pharmazeutische Vorexamen, und bezog im Wintersemester 1906 die Universität Marburg, an der ich bis zum 30. Oktober 1909 immatrikuliert war. Den 26. November 1908 legte ich das pharmazeutische Staatsexamen ab. In den darauf folgenden Jahren war ich im Botanischen Institut der Universität Marburg mit der vorliegenden Arbeit beschäftigt, und bestand das Examen rigorosum am 22. Mai 1912. Meinen Aufenthalt hatte ich auch fernerhin in Marburg.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren und Dozenten: A. Meyer, E. Schmidt, Rupp, Richarz, Keller, Schenck, Cohen, Natorp, von Drach, Wegener, Jenner, Schulze, Diels, von Sybel, Römer, Bock.

Allen meinen Lehrern, insbesondere Herrn Geheimrat Meyer, spreche ich meinen herzlichsten Dank aus.